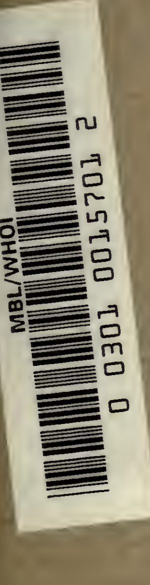
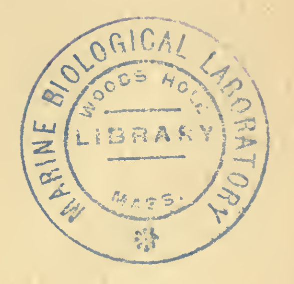









MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELLOSEN THIERE

VON

DR. ARNOLD LANG
O. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT UND AM EIDGENÖSSISCHEN POLYTECHNIKUM
IN ZÜRICH.

MIT 854 ABBILDUNGEN.

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1894.

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

ECHINODERMEN UND ENTEROPNEUSTEN

VON

DR. ARNOLD LANG
O. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT UND AM EIDGENÖSSISCHEN POLYTECHNIKUM
IN ZÜRICH.

---

4. THEIL VON LANG'S LEHRRUCH DER VERGLEICHENDEN ANATOMIE
DER WIRBELLOSEN THIERE

MIT 251 ABBILDUNGEN.

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1894.

Inhaltsverzeichniss.

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

ZUM GEBRAUCHE BEI VERGLEICHEND ANATOMISCHEN
UND ZOOLOGISCHEN VORLESUNGEN

VON

DR. ARNOLD LANG,
Inhaber der Ritter-Professur für Phylogenie an der Universität Jena.

NEUNTE GÄNZLICH UMGEARBEITETE AUFLAGE

VON

EDUARD OSCAR SCHMIDT'S
HANDBUCH DER VERGLEICHENDEN ANATOMIE.

ERSTE ABTHEILUNG.

MIT 191 ABBILDUNGEN.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1888.

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

ZUM GEBRAUCHE BEI VERGLEICHEND ANATOMISCHEN
UND ZOOLOGISCHEN VORLESUNGEN

VON

DR. ARNOLD LANG,
Inhaber der Ritter-Professur für Phylogenie an der Universität Jena.

NEUNTE GÄNZLICH UMGEARBEITETE AUFLAGE

VON

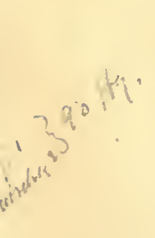
EDUARD OSCAR SCHMIDT'S
HANDBUCH DER VERGLEICHENDEN ANATOMIE.

ERSTE ABTHEILUNG.

MIT 191 ABBILDUNGEN.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1888.







Vorrede.

Von der Verlagsbuchhandlung aufgefordert, eine neue Auflage von Oscar Schmidt's Handbuch der vergleichenden Anatomie zu besorgen, gelangte ich bald zu der Einsicht, dass dies nur auf zweierlei Weise geschehen konnte. Die Revision musste sich entweder nur auf ganz geringfügige Abänderungen und etwa noch auf eine andere Auswahl und eine Vermehrung der Abbildungen beschränken, oder es musste, was bei den bedeutsamen Fortschritten der zoologischen Forschung fast unumgänglich erschien, das Buch gänzlich umgearbeitet werden. Ich habe letzteres vorgezogen. So ist das Lehrbuch der vergleichenden Anatomie entstanden, dessen erste Lieferung ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe.

Bei der Abfassung des Buches war ich bestrebt, den zahlreichen wichtigen Forschungsresultaten der letzten Decennien gebührend Rechnung zu tragen. Es lag mir nicht sowohl daran, ein möglichst vollständiges und eingehendes Compendium der vergleichenden Anatomie zu liefern, als daran, vornehmlich das Wichtige hervorzuheben, diesem aber besondere Aufmerksamkeit zu schenken. Ueber den Rahmen, innerhalb dessen sich bis jetzt gewöhnlich ein Lehrbuch der vergleichenden Anatomie gehalten hat, geht das vorliegende in mancher Beziehung hinaus. Es enthält, vom vergleichend-anatomischen Theil thunlichst gesondert, auch die Anfangsgründe der vergleichenden Embryologie, die vielleicht manchem Studirenden nicht unwillkommen sein werden. Dem Vorgange Oscar Schmidt's folgend, habe ich der vergleichend-anatomischen Bearbeitung der verschiedenen Thierkreise kurze systematische Uebersichten vorausgeschickt, welche zur Orientirung und als Repetitorium der systematischen Zoologie nütz-

lich sein können. Es dürfte deshalb das Buch auch das für die zoologische Vorbildung des Mediciners Nothwendige enthalten. Alle diese nicht eigentlich in das Gebiet der vergleichenden Anatomie gehörenden Theile und auch viele theoretische Erörterungen sind durch kleinen Druck äusserlich gekennzeichnet.

In der Anordnung und Behandlung des Materials bin ich meine eigenen Wege gegangen. Ob ich dabei hie und da das Richtige getroffen habe, muss ich natürlich der Beurtheilung der Fachgenossen überlassen.

Besondere Sorgfalt habe ich der Illustration des Buches geschenkt. Es enthält sehr zahlreiche zum ersten Male dem grösseren studirenden Publikum zugängliche Abbildungen, die ich zum grössten Theile selbst, den Bedürfnissen des Textes entsprechend, ausgeführt habe. Einige besonders gute Abbildungen verdanke ich der geübten Hand meines Zuhörers, des jungen naturwissenschaftlichen Malers, Herrn Sokolowsky aus Hamburg.

Meinem geehrten Verleger, Herrn Gustav Fischer, bin ich für seine fortwährende liebenswürdige Vorsorge zum grössten Danke verpflichtet.

Jena, im October 1888.

Der Verfasser.

I. KAPITEL.

Die Zelle.

Von den einzelligen Thieren, von der Zelle als Ausgangspunkt der Entwickelung der höhern Thiere (Ei- und Samenzelle) und von den Zellen, welche den Körper dieser Thiere zusammensetzen (Gewebszellen und Zellgewebe).

Einleitung.

Der Ausgangspunkt alles organischen Lebens und aller organischen Formbildung ist die Zelle. Die einfachsten Organismen, die niedersten Thiere und Pflanzen sind Zellen. Jedes höhere Thier ist im Anfange seiner individuellen Existenz eine Zelle und jeder höhere Organismus erscheint zusammengesetzt aus Zellen, die durch Fortpflanzung aus einer Zelle hervorgegangen sind.

Die Zelle ist das organische Individuum erster Ordnung.

Wenn wir von den niedersten Organismen absehen, so vereinigen sich die Abkömmlinge einer Zelle überall zu Verbänden oder Staaten, die dann als Individuen höherer Ordnung imponiren. Jeder höhere Organismus, jeder Vogel, jeder Fisch u. s. w. ist ein solcher Zellenstaat. In ihm theilen sich die innig mit einander vereinigten Zellen in die gemeinsame Arbeit. Die einen übernehmen diese, die andern jene Funktionen, für die sie besonders gut ausgerüstet sind.

Jede Zelle besteht aus zwei wesentlichen Bestandtheilen, 1. dem Protoplasma und 2. dem Kern (Nucleus). Letzterer kann als eine besondere Differenzirung (besonders ausgebildeter Theil) des Protoplasmas betrachtet werden. Chemisch ist das Protoplasma eine noch nicht hinreichend erkannte, dem Eiweiss verwandte, complicirte Kohlenstoffverbindung von im Leben beständig, wenn auch nur innerhalb minimaler Grenzen wechselnder Zusammensetzung. Es befindet sich in einem festflüssigen, quellungsfähigen Zustande. Der Kern liegt als ein chemisch und physikalisch differenter Theil im Innern des Protoplasmas. Er ist ein wesentlicher Theil der Zelle, bei deren Fortpflanzung er eine wichtige Rolle spielt. Es liegen einige Beobachtungen vor, welche zeigen, dass, wenn man den Kern aus einer Zelle entfernt, diese zu Grunde geht. Fügt man zu einer kernlosen Protoplasmaportion einen Kern

hinzu, so treten in ihr charakteristische Lebenserscheinungen auf, die sonst ausgeblieben wären.

Es giebt einfachste Lebewesen, Protoplasmaklümpchen, in denen bis jetzt noch kein Kern beobachtet worden ist. Sollte sich die Kernlosigkeit dieser Wesen bestätigen, so würden sie auf einer tiefern Stufe, als auf der der Zelle, stehen, auf der einer Cytode. HAECKEL hat solche Wesen als allereinfachste Organismen zu der Gruppe der Moneren vereinigt.

Ein häufiger, jedoch nicht wesentlicher Bestandtheil der Zelle ist die Zellhaut oder Zellmembran, ein äusseres zum Schutze oder zur Stütze dienendes Ausscheidungsprodukt des Protoplasmas. Eine solche Membran kann auch durch Erhärtung und Umwandlung der peripheren Protoplasmaschichten selbst entstehen.

Eine einzige Zelle für sich allein ist ursprünglich (einzellige Organismen, Eizelle) zu allen jenen Thätigkeiten und Verrichtungen befähigt, die man unter dem Begriffe des Lebens zusammenfasst. Diese Lebenserscheinungen sind, wenn auch noch nicht physikalisch und chemisch erklärt, doch sicher nicht auf die Wirkung einer besondern, nur den Organismen zukommenden Lebenskraft zurückzuführen. Es giebt auch keinen besondern Grundstoff, keinen Lebensstoff, der nur bei den Organismen vorkäme und an den eine besondere Lebenskraft gebunden wäre. Wir haben es mit denselben Kräften und denselben Stoffen zu thun, die wir auch in der übrigen Natur antreffen.

Das Leben der Zelle äussert sich im einfachsten, indifferentesten Falle:

1. In Bewegungen. Das Protoplasma ist contractil. Die feinsten sichtbaren Theilchen desselben können sich gegen einander verschieben. Die Zelle kann ihre Gestalt und ihre Lage im Raume verändern.

2. In der Reizbarkeit. Die Zelle reagirt durch solche Bewegungen auf Einwirkungen von aussen.

3. Im Stoffwechsel. Durch die Lebensthätigkeit werden Stoffe in der Zelle verbraucht, zersetzt. Die unbrauchbar gewordenen Stoffe werden ausgeschieden (Ausscheidung, Excretion). Durch die Nahrungsaufnahme werden fremde Substanzen der Zelle zugeführt. Diese sind verdaulich, wenn sie durch chemische Einwirkung der Zelle assimilirt, in Bestandtheile des Protoplasmas umgewandelt werden können (Verdauung, Assimilation). Ist dies ihrer chemischen Beschaffenheit nach nicht möglich, so sind sie unverdaulich und werden wieder aus dem Körper ausgestossen.

4. Im Wachsthum. Bei der Ernährung können durch Assimilation mehr Protoplasmatheile gebildet werden, als vorher vorhanden waren. In Folge dessen nimmt die Zelle an Masse und Grösse zu, sie wächst.

5. In der Fortpflanzung. Man kann annehmen, dass die Grösse der Zelle individuell begrenzt ist. Wächst sie über dieses individuelle Grössenmaass hinaus, so zerfällt sie in 2 Zellen. Fortpflanzung durch Theilung. Jedes der beiden Theilstücke hat dieselben physikalischen und chemischen Eigenschaften, wie die Mutterzelle. Einfachster Fall der Vererbung. Durch Wachsthum erreicht die Tochterzelle auch wieder die Grösse der Mutterzelle.

Da die Zelle sowohl der Ausgangspunkt für das Thierreich als für das Pflanzenreich ist, so ist leicht verständlich, dass zwischen beiden Reichen nach unten eine scharfe Grenze nicht festgestellt werden kann.

Haeckel hat deshalb ein aus den einfachsten Organismen bestehendes Zwischenreich, das der Protisten, aufgestellt. Aber auch zwischen den Protisten einerseits und den Thieren und Pflanzen anderseits existirt keine scharfe Scheidelinie. Hauptsächlich in der Art der Ernährung nähern sich einige Protisten mehr den Pflanzen, andere mehr den Thieren. Letztere werden als Protozoen allen übrigen echten Thieren, den Metazoen, gegenübergestellt.

I. Kreis oder Stamm des Thierreichs.

Protozoen, Urthiere.

Systematische Uebersicht.

I. Klasse. Moneren.

Einfachste Organismen. Protoplasmaklümpchen von verschiedener, wechselnder Gestalt, in denen bis jetzt noch keine Kerne nachgewiesen sind. Bewegung und Nahrungsaufnahme mittelst stumpfer (amöboider) oder langer und feiner Fortsätze (Pseudopodien). Fortpflanzung durch Theilung oder Knospenbildung. Alle Moneren leben im Wasser. Protamoeba, Myxodyction, Protomyxa.

II. Klasse. Sarcodina.

Einzellige Organismen mit einem oder mehreren Kernen. Bewegung und Nahrungsaufnahme mittelst wechselnder kurzer oder langer, fadenförmiger, nicht schwingender Fortsätze (Pseudopodien). Fortpflanzung durch Theilung oder Knospenbildung.

1. Unterklasse. Amoebina.

Nackte oder beschalte Sarcodina von wechselnder Gestalt. Bewegung und Nahrungsaufnahme durch Dahinfliessen des Körpers und Bildung wechselnder meist kurzer, lappenförmiger Fortsätze. Contractile Vacuolen meist vorhanden.

Amoeba (Fig. 1), Arcella (Fig. 2 C), Difflugia (Fig. 2 D), Quadrula (Fig. 2 A), Hyalosphenia (Fig. 2 B).

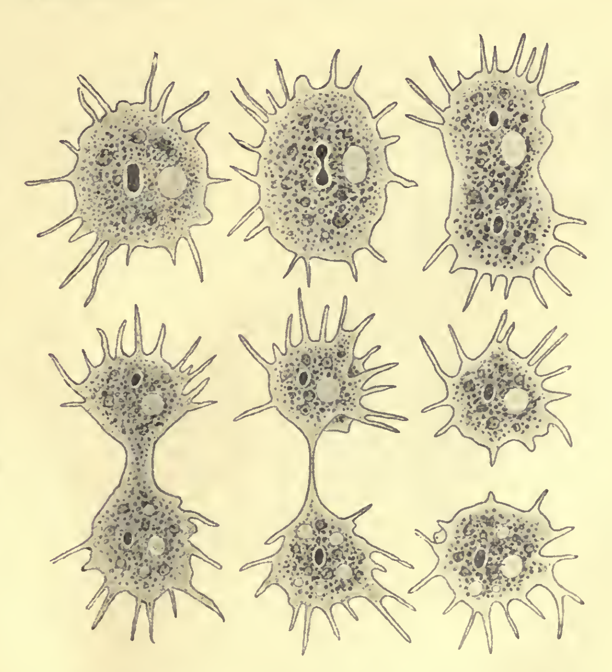


Fig. 1. **Amoeba polypodia.** In den successiven Stadien der Theilung. Die helle Stelle ist die contractile Vacuole, der dunkle Fleck der Kern (nach F. E. Schulze).

2. Unterklasse. Rhizopoda, Wurzelfüssler.

Sarcodinen, deren Protoplasma eine sehr verschieden ge-

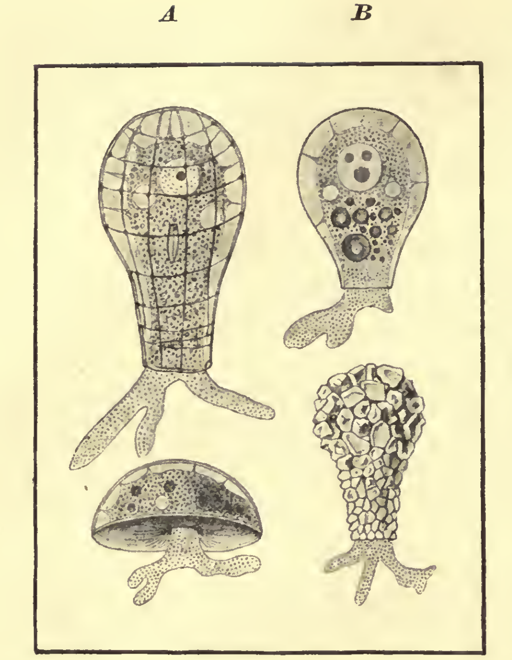


Fig. 2.
A **Quadrula symmetrica**, nach F. E. SCHULZE.
B **Hyalosphenia lata**, nach F. E. SCHULZE.
C **Arcella vulgaris**, nach HERTWIG und LESSER.
D **Difflugia pyriformis**, nach WALLICH, completirt.

staltete, anfangs einachsige, chitinöse, meist verkalkende Schale absondert. Nahrungsaufnahme und Bewegung durch Pseudopodien, die gerne mit einander (oft netzartig) verschmelzen. Contractile Vacuolen fehlen meist.

A. Imperforata.

Schalen ein- oder vielkammerig, mit einer oder zwei grösseren Oeffnungen, durch welche das Protoplasma und die Pseudopodien heraustreten, nicht von feinen Poren durchbohrt.

Miliola (Fig. 3 C), Lituola, Gromia (Fig. 3A).

B. Perforata.

Schalen ein- oder vielkammerig, von feinen Poren zum Durchtritt der Pseudopodien durchbohrt. Globigerina, Rotalia (Fig. 3 B).

3. Unterklasse. Heliozoen.

Nackte oder von einem Kieselskelet umkleidete, kuglige Sarcodinen, mit feinen, mehr oder weniger steifen, allseitig ausstrahlenden Pseudopodien. Contractile Vacuolen meist vorhanden, in wechselnder Zahl.

Actinophrys (Fig. 4), Actinosphaerium, Acanthocystis, Clathrulina.

4. Unterklasse. Radiolarien.

Körper durch eine ursprünglich kuglige oder eiförmige Kapselmembran in einen äussern (Extracapsulum) und einen innern, kernhaltigen (Centralkapsel) Theil gesondert. Das Extracapsulum besteht aus Protoplasma (ohne Kerne) und einer Schleimhülle (Calymma). Ersteres bildet eine Schicht um die Centralkapsel und eine netzförmige Lage um das Calymma; beide treten mit einander durch Fäden in Verbindung. Von der Oberfläche des Calymma strahlen feine nicht steife Pseudopodien allseitig aus. Skelete von ausserordentlich verschiedenartiger Gestalt, aus Kieselsäure oder einer chitinartigen organischen Substanz (Acanthin) bestehend, selten fehlend. Das extra- und intracapsuläre Protoplasma durch verschiedenartige Oeffnungen der Capselmembran in Verbindung. Wunderbar formenreiche und vielgestaltige Abtheilung mariner Sarcodinen. Ohne contractile Vacuolen. Symbiotisch mit den Radiolarien leben einzellige Algen (gelbe Zellen). Die Familie der Polycyttarien unter den Spumellarien zeichnet sich durch Koloniebildung aus.

A. Porulosa.

Centralkapsel kuglig, ohne Hauptöffnung, mit zahllosen feinen Poren.

I. Spumellaria. Kern central, sich spät theilend. Skelet kieslig oder fehlt, nie in das intracapsuläre Protoplasma eindringend.

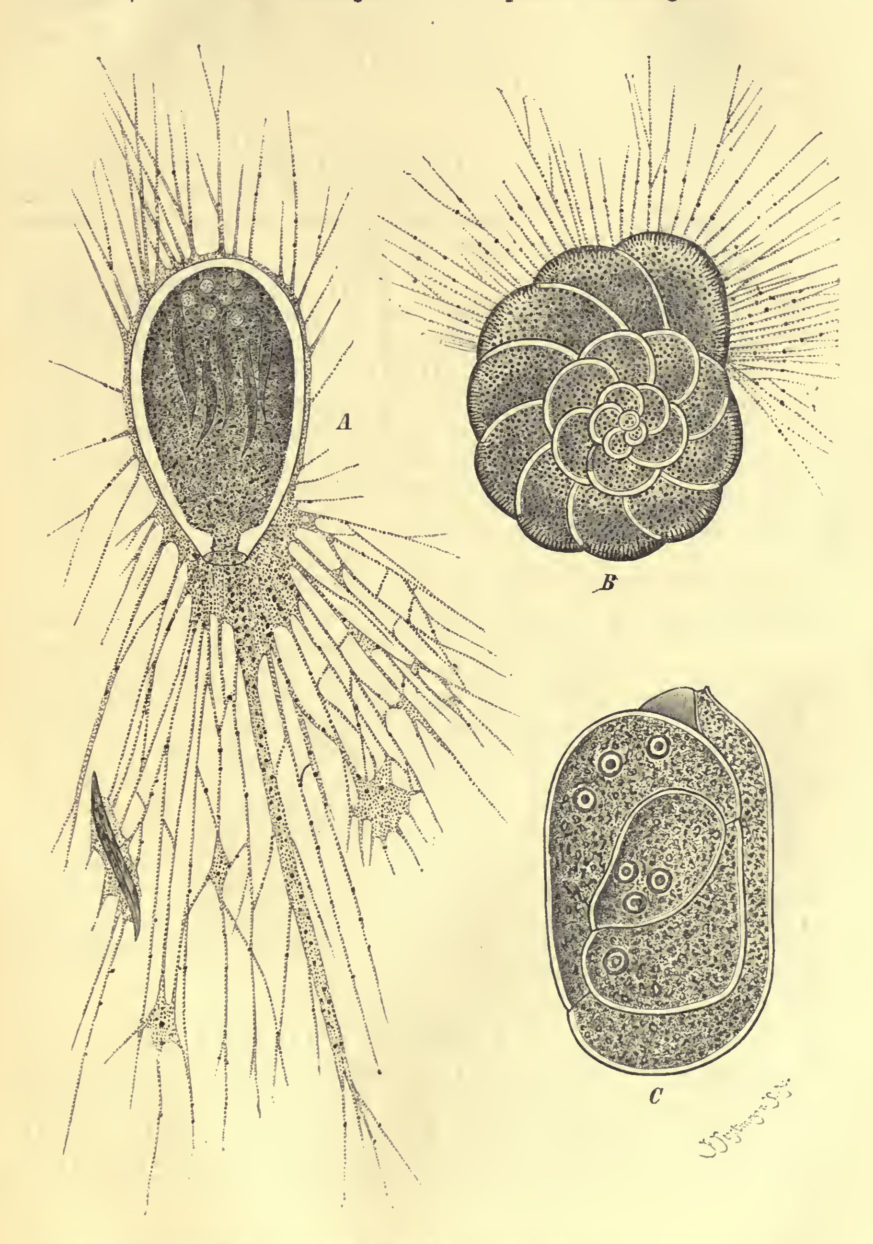


Fig. 3. *A* **Gromia oviformis**, nach M. S. Schultze.
B **Rotalia Freyeri**, nach M. S. Schultze.
C **Miliola**, nach R. Hertwig. Im Innern der Kammern die Kerne.

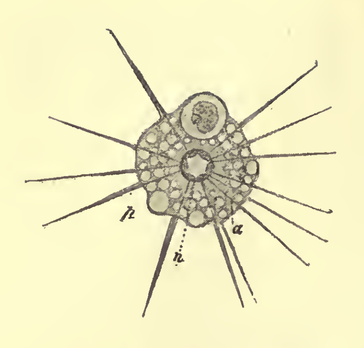


Fig. 4. **Actinophrys sol.**, nach GRENACHER. *p* Pseudopodien, *n* Kern, *a* Achsenfaden der Pseudopodien.

Thalassicolla, Collozoum, Sphaerozoum, Thalassoplancta (Fig. 5), Collosphaera, Dictyastrum.

II. Acantharia. Kern excentrisch, sich früh theilend. Skelet aus Acanthin, vom Mittelpunkt der Centralkapsel ausstrahlend. Acanthometra, Phractaspis (Fig. 6).

B. Osculosa.

Centralkapsel eiförmig, mit einer Hauptöffnung am basalen Pol der Hauptachse. Skelet kieslig, immer extracapsulär. Nucleus spät sich theilend.

III. Nassellaria. Kapselmembran einfach, ein poröser Hof am oralen Pol der Hauptachse. Nassella, Cortina (Fig. 7), Cornutella.

IV. Phaeodaria. Kapselmembran doppelt, am oralen Pole der Hauptachse mit einem Osculum, das von einem radiär gestreiften Deckel mit centraler, meist kaminförmig ausgezogener Oeffnung geschlossen ist. Eine Ansammlung von Pigmentkörperchen (Phaeodium) im Calymma. — Aulosphaera, Aulactinium (Fig. 8), Cannopilus, Challengeria.

III. Klasse. **Flagellaten** (Mastigopora), Geisselthierchen.

Einzellige oder zu einfachen Zellkolonien vereinigte Organismen, die recht eigentlich an der untern Grenze des Thier- und Pflanzenreiches stehen, indem einige Gruppen morphologisch und physiologisch sich unmittelbar an niederste Pflanzen, andere vornehmlich durch die Art der Ernährung (Aufnahme fester Nahrung) an die Thiere anschliessen. In der Hauptperiode des Lebens mit einer oder mehreren schwingenden Geisseln (zur Bewegung und oft auch zur Nahrungsaufnahme dienend) ausgestattet. Mit contractilen Vacuolen. Fortpflanzung durch Theilung oder durch Sprossung (Bildung von Schwärmern) oft nach vorausgehender Copulation der sich fortpflanzenden Individuen.

I. Ordnung. Flagellata s. str.

Während des thätigen Lebens ausschliesslich mit Geisseln ausgerüstet (daneben weder Kragen noch Cilien). Monas, Euglena, Chilomonas (Fig. 9), Eudorina, Pandorina, Stephanosphaera, Volvox (Fig. 21, pag. 21).

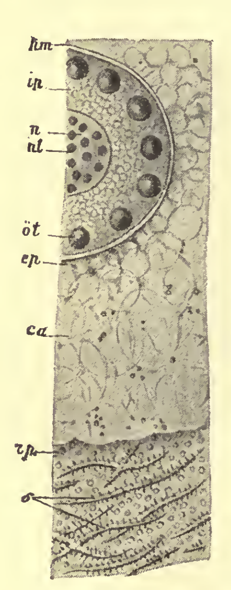


Fig. 5. **Thalassoplancta brevispicula**, ein Ausschnitt, nach HAECKEL. *km* Kapselmembran, *ip* intracapsuläres, *ep* extracapsuläres Protoplasma, *n* Kern, *nl* Kernkörperchen, *öt* Oeltropfen, *ca* alveoläres Calymma, *rp* Protoplasma an der Oberfläche des Calymma, *s* Spicula.

Fig. 6.



Fig. 7.

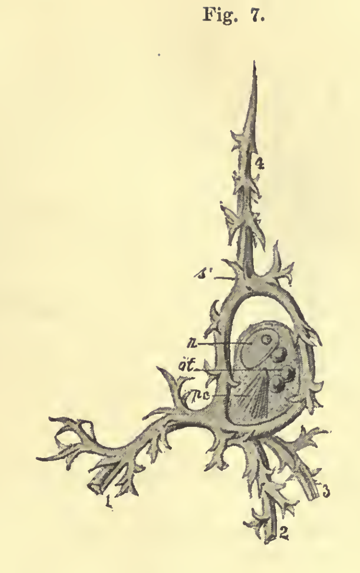


Fig. 6. **Phractaspis prototypus**, nach HAECKEL. Skelet.

Fig. 7. **Cortina typus**, nach HAECKEL, nicht ganz ausgezeichnet. *s* Skeletring, 1, 2, 3, 4 Hauptstacheln, *n* Nucleus, *öt* Oeltropfen, *pc* Podoconus.

II. Ordnung. Choanoflagellata.

Geissel an ihrer Basis von einem trichterförmigen Kragen umgeben. Phalansterium, Salpingoeca, Protospongia (Fig. 10).

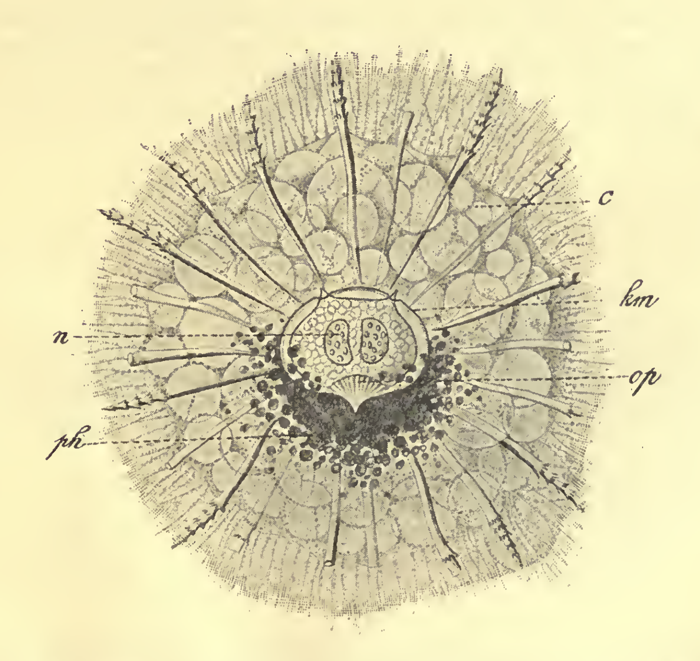


Fig. 8. **Aulactinium actinastrum**, nach HAECKEL. *n* Nucleus, *c* Calymma, *km* Kapselmembran, *op* Operculum, *ph* Phaeodium.

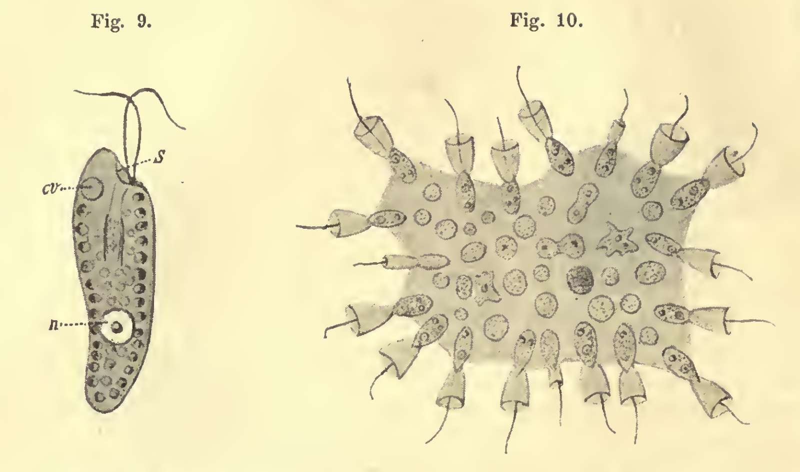


Fig. 9. **Chilomonas Paramaecium**, nach BÜTSCHLI. *s* Mundstelle, *cv* contractile Vacuole, *n* Kern.

Fig. 10. **Protospongia Haeckelii**, nach KENT.

III. Ordnung. Cystoflagellata.

Das Protoplasma zeigt die netzförmige Structur desjenigen der Pflanzenzelle. Noctiluca (Fig. 11), Leptodiscus.

IV. Ordnung. Dinoflagellata (Cilioflagellata).

Beschalte Formen; neben der frei vorragenden Geissel eine zweite besonders gelagerte Geissel, welche sich in einer besondern Querfurche des Körpers undulirend bewegt und bei früheren Forschern die Vorstellung erweckte, als ob hier Cilien vorhanden wären. Peridinium, Ceratium. (Fig. 12).

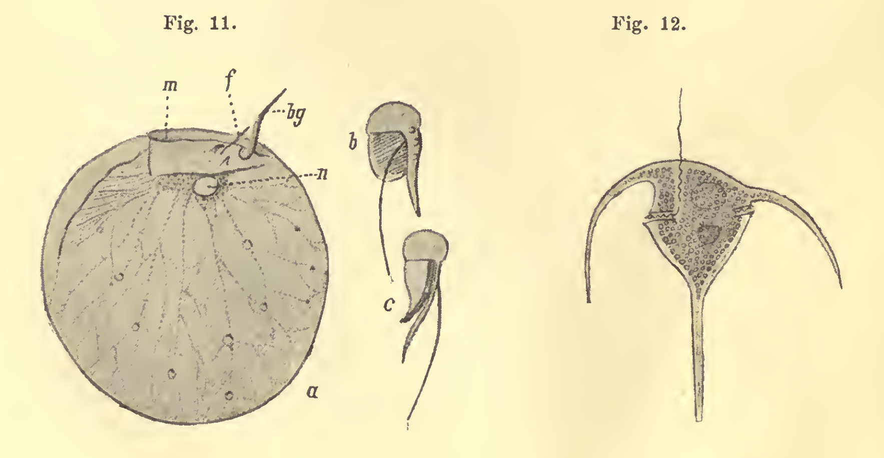


Fig. 11. *a* **Noctiluca miliaris**, nach BÜTSCHLI, etwas verändert. *bg* Bandgeissel, *f* Geisselhaar (Flagellum), *m* Mundöffnung, *n* Kern. *b* und *c* **Schwärmer von Noctiluca**.

Fig. 12. **Ceratium Tripus**, nach BÜTSCHLI, etwas modificirt.

IV. Klasse. **Gregarinen.**

Parasitische Protozoen von gestreckter Gestalt. Stets nur ein Kern. Ohne Pseudopodien, ohne Cilien, ohne contractile Vacuolen, ohne besondere Differenzirungen des Protoplasmas, mit äuserer Zellhaut. Fortpflanzung durch Sporenbildung mit vorangehender Copulation oder Conjugation.

I. Ordnung. Monocystidea.

Körper einfach. Monocystis (im Regenwurm). Urospora. (Fig. 13 B).

II. Ordnung. Polycystidea.

Körper durch eine Scheidewand in einen vordern (Protomerit) und einen hintern Abschnitt (Deutomerit) getheilt. Vom Protomerit grenzt sich oft selbst wieder ein vorderster Abschnitt (Epimerit), mit Haken u. s. w. zum Festhaften ausgestattet, ab, der mit dem Alter verloren geht. Kern im Deutomerit. Actinocephalus, Stylorhynchus (Fig. 13 A), Clepsidrina.

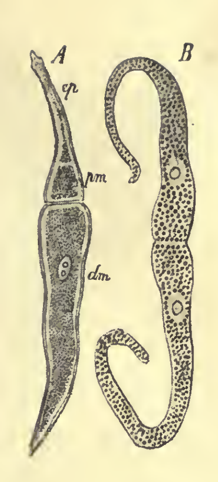


Fig. 13. *A* **Stylorhynchus longicollis**, nach Aimé Schneider. *ep* Epimerit, *pm* Protomerit, *dm* Deutomerit. *B* **Urospora Saenuridis**, Conjugation der Individuen, nach Kölliker.

V. Klasse. **Infusoria** (Ciliata), Aufgussthierchen.

Einzellige, selten zu einfachen Kolonien vereinigte Protozoen mit Cilien oder cilienartigen Fortsätzen zur Bewegung und Nahrungsaufnahme. Meist mit contractilen Vacuolen, Mund und Afteröffnung. Mit verschieden gestaltetem Kern und eigenthümlichem Ersatzkern (fälschlich Nucleolus). Fortpflanzung durch Theilung, häufig Conjugation.

I. Ordnung. Holotricha.

Die ganze Oberfläche ist gleichmässig mit feinen, oft reihenweise stehenden Wimpern besetzt. Paramaecium, Trachelius.

II. Ordnung. Heterotricha.

Besitzen ausser dem über die ganze Oberfläche sich erstreckenden gleichmässigen Wimperkleide eine deutlich entwickelte Zone borsten- oder griffelförmiger adoraler Wimpern. Spirostomum, Stentor (Fig. 15), Freia, Balantidium.

III. Ordnung. Hypotricha.

Rücken- und Bauchfläche scharf geschieden, Bauchseite bewimpert. Chilodon, Euplotes, Stylonychia (Fig. 14), Oxytricha, Urostyla.

IV. Ordnung. Peritricha.

Körper kuglig oder cylindrisch, nur partiell bewimpert. Wimpern entweder in einer adoralen Spirale oder in einem Gürtel. Vorticella (Fig. 16), Carchesium, Epistylis, Trichodina, Strombidium, Tintinnus, Ophrydium.

VI. Klasse. **Suctoria** (Acineta), Saug-Infusorien.

Nur in der Jugend bewimpert. Mit saugröhrchen-ähnlichen Fortsätzen, mittels deren sie den Körper vorwiegend von Infusorien anbohren und

Fig. 14. Fig. 15.

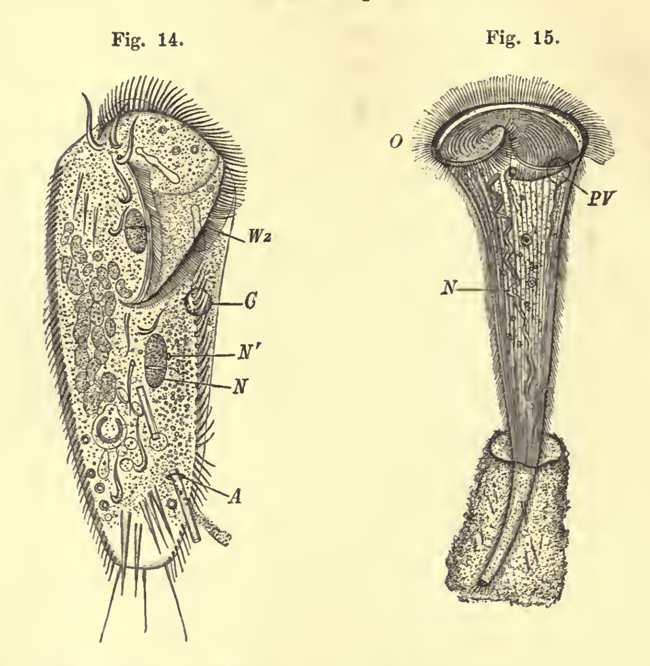


Fig. 14. **Stylonychia mytilus**, nach STEIN (aus CLAUS, Zoologie), von der Bauchfläche gesehen. *Wz* adorale Wimperzone, *C* contractile Vacuole, *N* Nucleus, *N*[1] Nucleolus, *A* After.

Fig. 15. **Stentor Roeselii**, nach STEIN (aus CLAUS, Zoologie). *O* Mundöffnung mit Schlund, *PV* contractile Vacuole, *N* Nucleus.

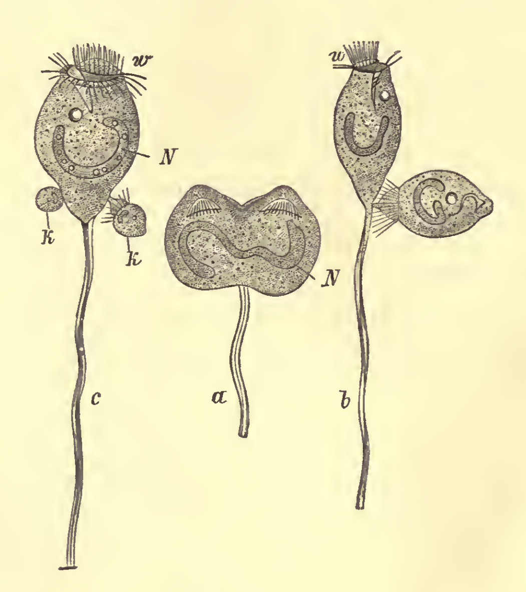


Fig. 16. **Vorticella microstoma**, nach STEIN (aus CLAUS, Lehrbuch der Zoologie). *a* in Längstheilung. *N* Kern. *b* nach vollendeter Theilung, das eine Theilstück löst sich los, nachdem es einen hinteren Wimperkranz gebildet hat, *w* adorales Wimperorgan. *c* Vorticella in Conjugation, *K* die angehefteten knospenähnlichen Individuen.

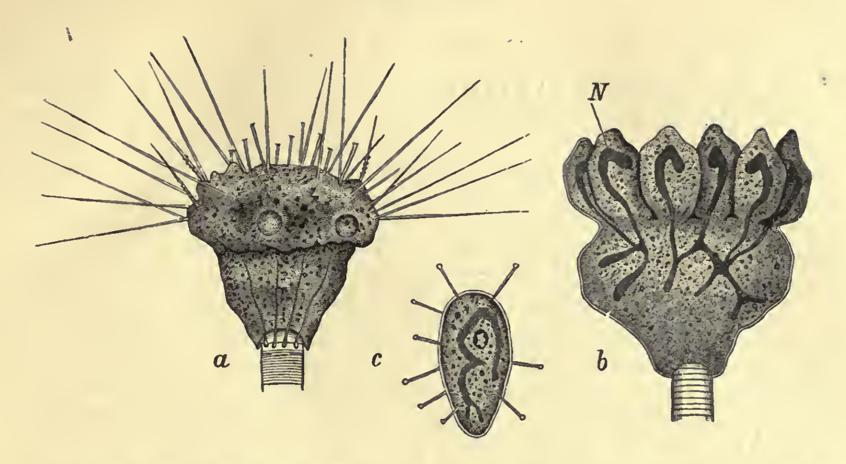


Fig. 17. **Podophrya gemmipara**, nach R. HERTWIG (aus CLAUS, Zoologie). *a* Mit ausgestreckten Saugröhrchen und Fangfäden, mit 2 contractilen Vacuolen. *b* Mit Knospen, in welche Fortsätze des verästelten Kernes *N* eintreten. *c* Losgelöster Schwärmer.

deren Protoplasma einsaugen. Fortpflanzung durch Knospung. Acineta, Podophrya (Fig. 17), Dendrocometes.

VII. Klasse.

Catallacta (Flimmerkugeln).

Einzige Gattung und Art: Magosphaera planula (Fig. 18). Freischwimmend im Meer. Küste von Norwegen. Eine kuglige Kolonie von birnförmigen, mit ihren Stielen im Mittelpunkt der Kugel vereinigten, an der äussern Oberfläche mit Wimperhaaren versehenen Zellen. Fortpflanzung: Die Kolonie löst sich in die einzelnen Zellen auf. Diese sinken zu Boden, werden amöbenähnlich, kapseln sich ein und bilden innerhalb der Kapsel durch successive Theilung eine neue Kolonie, die sich später von der Kapsel befreit.



Fig. 18. **Magosphaera planula**, nach HAECKEL.

Die Protozoen sind einzellige Organismen oder einfache Kolonien gleichartiger einzelliger Organismen. Der typische Charakter der Einzelligkeit erscheint zwar häufig dadurch gestört, dass anstatt eines Kernes deren mehrere vorhanden sind, indem der ursprünglich einfache Kern durch successive Theilungen in mehrere oder viele zerfällt. Aber diese Theilungen stehen mit der Fortpflanzung in irgend einem Zusammenhang, sie leiten dieselbe ein, oder es bleibt doch der ganze übrige Theil der Zelle durch die Vermehrung der Kerne völlig unberührt.

Trotzdem die Protisten einzellige Organismen sind, zeigt sich bei ihnen doch eine ausserordentliche Formen-Mannigfaltigkeit und bei vielen tritt eine grosse Complication in der Structur auf. Für die verschiedensten Lebensverrichtungen können besonders dazu geeignete Einrichtungen ausgebildet sein, die aber im Gegensatz zu den Metazoen immer Theile einer und derselben Zelle sind. Nirgends in der Organismenwelt erlangt die Zelle einen so hohen Grad der morphologischen Differenzirung, wie bei gewissen Protozoen. Daneben zeigt sich bei niederen Protozoen die Zelle in ihrem einfachsten Bau zu allen wesentlichen Lebenseinrichtungen befähigt.

Eine Amöbe (Fig. 19) kann ein einfaches Klümpchen gleichmässig körnigen Protoplasmas mit einem Kern im Innern darstellen. Die Bewegung geschieht dadurch, dass an einigen Stellen Protoplasma hervorströmt und so formveränderliche (amöboide) Fortsätze bildet. An andern Stellen werden schon gebildete Fortsätze eingezogen. Die Hauptmasse des Plasmas strömt den neugebildeten Fortsätzen zu und so erscheint die Bewegung als ein ungleichmässiges Dahinfliessen. Dabei gelangen fremde Partikelchen in das Innere des Körpers; sind sie assimilationsfähig, so werden sie verdaut; sind sie es nicht, so werden sie bei der Fortbewegung der Amöbe zurückgelassen. Bei reichlicher Ernährung wächst die Amöbe. Sie pflanzt sich fort, indem sich der Kern einschnürt, hantelförmig wird und schliesslich in zwei Kerne zerfällt. Nach vollzogener Theilung

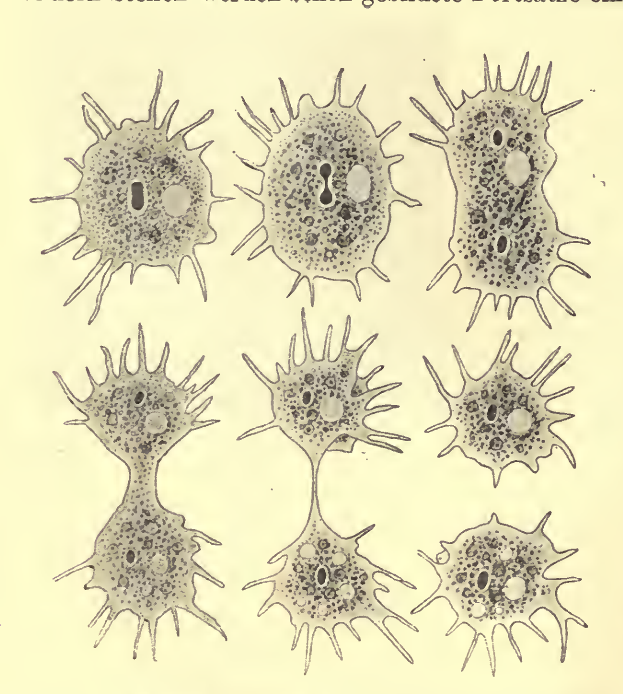


Fig. 19. **Amoeba polypodia.** In den successiven Stadien der Theilung. Die helle Stelle ist die contractile Vacuole, der dunkle Fleck der Kern (nach F. E. Schulze).

des Kernes schnürt sich auch der Plasmaleib ein und zerfällt in zwei Theile, jeder mit seinem Kern. So ist jede Tochteramöbe der Mutter — abgesehen von der Grösse — gleich geworden. — *Fortpflanzung durch Theilung.*

I. Das Protoplasma.

Das Protoplasma ist bei vielen Protozoen (gewissen Moneren, bei den Rhizopoden, wenigen Amöben, ferner bei den meisten Flagellaten) ziemlich homogen, d. h. gleichmässig körnig. Bei den meisten aber zeigt sich eine Differenzirung in eine festere, hyaline oder doch mehr feinkörnige, meist stärker contractile äussere Schicht (*Rindenschicht, Ectoplasma, Ectosark*) und eine flüssigere, körnige innere Schicht (*Marksubstanz, Endoplasma, Endosark*). (Bei einigen Heliozoen ist das Endosark homogener, das Ectosark körnig.) Eine scharfe Grenze zwischen beiden Schichten fehlt gewöhnlich, nur bei den Radiolarien sind beide Theile (extra- und intracapsuläres Protoplasma) durch eine Membran (Kapselmembran) getrennt, stehen aber durch verschiedenartige Durchbrechungen mit einander in Verbindung.

Die Kapselmembran besitzt entweder zahlreiche feine Poren (Spumellaria und Acantharia) oder eine einzige runde Oeffnung (osculum), die von einem porösen Deckel (operculum) bedeckt ist (Nassellaria), oder neben zwei oder mehreren Oeffnungen eine Hauptöffnung, die von einem strahlenförmig gerippten Deckel verschlossen ist, in dessen Mitte eine röhrenförmig nach aussen verlängerte Oeffnung sich befindet (Phaeodaria).

Sowohl Ectoplasma als Endoplasma zeichnen sich bei den meisten Protozoen durch besondere Structurverhältnisse und Differenzirungen aus. Das *Ectoplasma* liefert die Einrichtungen zur Bewegung und Nahrungsaufnahme: Pseudopodien, Cilien, Geisseln, Saugfüsschen, welche zugleich auch als Tastorgane fungiren, Mund- und Afteröffnungen. Es scheidet an seiner Oberfläche häufig eine *Zellhaut* (*Cuticula*) aus, welche die Grundlage mannigfaltiger Schalenbildungen werden kann. Das Ectoplasma liefert gewöhnlich auch das Material zu den verschiedenen Skeleten, die in manchen Abtheilungen angetroffen werden. In ihm liegen fast immer die contractilen Vacuolen und die Nesselkapseln, wo solche vorkommen. In einigen Fällen erzeugt es specifisch contractile Theile (Infusorien, Vorticellen).

Im *Endoplasma* vollzieht sich bei Aufnahme fester Nahrung meistens die Verdauung. In ihm liegen der oder die Kerne. Es zeigt häufig besondere Einschlüsse: nicht-contractile Vacuolen, Nahrungsvacuolen, Excretionsprodukte (Krystalle), Fetttropfen, Oeltropfen u. s. w., Gasblasen, Pigmentkörner. Das Endoplasma zeigt mitunter langsame Strömungen (Circulation bei Infusorien).

Bei Heliozoen wird das Protoplasma durch Auftreten zahlreicher nicht contractiler Vacuolen häufig schwammig, alveolär. Bei den Cystoflagellaten finden wir eine centrale Plasmapartie, von der das Protoplasma netzförmig (durch Bildung zahlreicher Vacuolen) an die Oberfläche ausstrahlt. So ähnelt die Anordnung des Plasmas der in der Pflanzenzelle. In den netzförmigen Plasmafäden und Strängen zeigt sich Körnchenbewegung, zwischen ihnen liegt Zellsaft.

Bei vielen echten Flagellaten, die keine feste Nahrung aufnehmen, sondern sich in pflanzlicher Weise ernähren, enthält das Plasma Farb-

körperchen (Chlorophyll oder verwandte Pigmente), Assimilationsorgane, welche Amylum bilden — und Amylumeinschlüsse. Chlorophyll (zum thierischen Körper selbst gehörig und von ihm gebildet) kommt ausserdem noch bei Infusorien und Heliozoen vor.

Daneben giebt es einzellige Algen, welche mit zahlreichen Protozoen in ähnlicher Weise symbiotisch zusammen leben, wie Algen und Pilze bei den Flechten (gelbe Zellen und Pigmentkörper des Phaeodium (?) der Radiolarien, Chlorophyllkörper mancher Infusorien).

II. Einrichtungen zur Bewegung.

Die Bewegung der Amöben (und vieler Moneren) mittels formwechselnder stumpfer Fortsätze wurde schon oben beschrieben. Bei den Rhizopoden, Heliozoen und Radiolarien finden sich lange fadenförmige Fortsätze des Exoplasmas (wo eine solche Differenzirung auftritt), welche vom Körper allseitig ausstrahlen, sogenannte Pseudopodien. Diese Fortsätze dienen indessen mehr zur Nahrungsaufnahme und als hydrostatischer Apparat, denn als Organe der activen Bewegung. Es giebt 2 Haupttypen solcher Pseudopodien: Myxopodien und Axopodien. Die ersteren sind nicht starr, können hervortreten und sich zurückziehen, mit benachbarten netzartig verschmelzen und hauptsächlich bei Rhizopoden durch Zusammenströmen ausserhalb des Körpers, da wo sie Nahrungspartikel antreffen, kleine Ansammlungen bilden. Solche Myxopodien sind charakteristisch für die Rhizopoden und meisten Radiolarien. Die Axopodien, welche bei den Heliozoen und den Acantharien unter den Radiolarien vorkommen, sind dagegen mehr oder weniger starr, nicht zu Netzbildungen und Verschmelzungen geneigt. In ihrer Achse verläuft meist ein festerer Axialfaden, eine Art elastisches Stützorgan (aus organischer Substanz gebildet). Diese Axialfäden dringen mehr oder weniger weit gegen den Mittelpunkt des Körpers vor — bis an die Grenze des Endoplasma (Actinosphaerium) oder bis gegen den Mittelpunkt an den Kern (Actinophrys) oder sie vereinigen sich sogar im Centrum (Acantharia). Alle Pseudopodien zeigen mehr oder weniger rasche Körnchenströmungen.

Bei den Rhizopoden breitet sich das im Innern der Schale eingeschlossene Protoplasma in einer Lage an deren Oberfläche aus, von welcher die Pseudopodien ausstrahlen. Bei den Radiolarien (Fig. 20), bei welchen der Körper von einer dicken, von Vacuolen und Alveolen durchsetzten Gallerthülle (Calymma) umgeben ist, sind die Verhältnisse complicirter. Das extracapsuläre Protoplasma (Exoplasma) bildet zunächst eine der Kapselmembran aussen anliegende Schicht (Sarcomatrix) — ferner ein Netz an der Oberfläche des Calymma (Sarcodictyum). Von letzterem, welches mit der ersteren durch intracalymmare Protoplasmafäden und Stränge verbunden ist, strahlen die extracalymmaren Pseudopodien aus.

Von den Pseudopodien nicht absolut scharf zu trennen sind die Geisseln (Flagella), schwingende Fortsätze des Körper-Exoplasmas (wo es vorkommt), welche bei den Flagellaten und frühen Jugendstadien vieler anderer Protisten an bestimmten Stellen des Körpers in geringer Anzahl (1 oder 2, seltener mehr) vorkommen.

Daneben sind undulirende Membranen bei einzelnen Flagellaten beobachtet.

Die Cilien- oder Flimmerhaare sind charakteristisch für die Infusorien und Jugendformen der Suctorien. Es sind feine, rasch be-

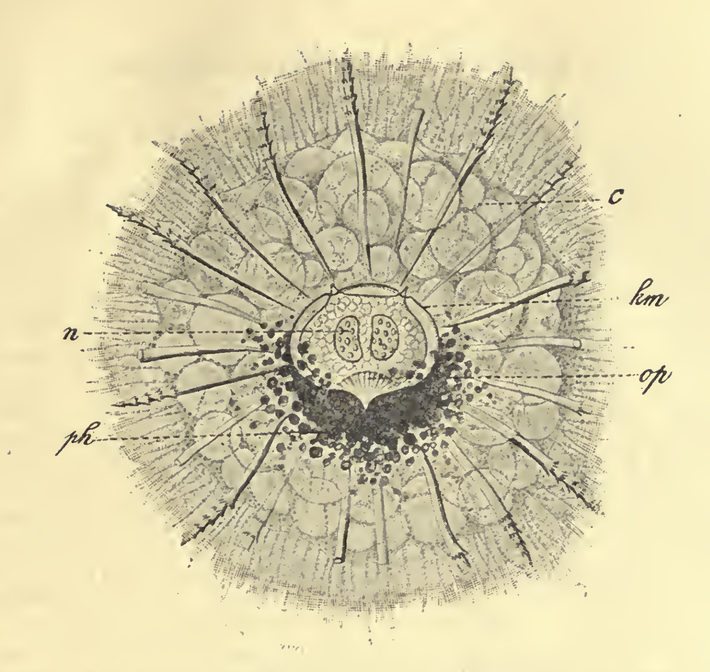


Fig. 20. **Aulactinium actinastrum**, nach HAECKEL. *n* Nucleus, *ph* Phaeodium, *c* Calymma, *km* Kapselmembran, *op* Operculum.

wegliche Härchen, Fortsätze des Ectoplasma, welche in verschiedener, für die einzelnen Abtheilungen charakteristischer Anordnung, entweder am ganzen Körper oder nur an einzelnen Regionen, besonders um den Mund herum zu Spiralen oder Gürteln angeordnet, in verschiedener Länge, Stärke und Form auftreten.

Bei Cystoflagellaten (Noctiluca) findet sich ausser der gewöhnlichen Geissel am Grunde der Mundöffnung inserirt eine grosse, träge Bewegungen ausführende Bandgeissel, ein Auswuchs des Körperplasmas mit complicirter Structur. (Fig. 11, Seite 8 *bg*).

Bei den Gregarinen fehlen besondere Bewegungsorgane; das Ectoplasma erscheint hier besonders contractil, ähnlich wie bei Infusorien, wo das Ectoplasma häufig in parallel verlaufende contractile und nicht contractile Streifen (Furchen und Rippen) differenzirt ist. Eine Differenzirung des Ectoplasmas ist ferner der bei der Contraction sich spiralig aufrollende sogenannte Stielmuskel der Vorticellen (Fig. 16 Seite 10). Hierher gehören auch die Myophrisken der Acanthometriden, Fäden, die sich plötzlich, doch nicht mehrmals nach einander, contrahiren können und welche in Kreisen auf dem Sarcodictyum je um eine radiale Skeletnadel herumstehen. Man glaubt, dass sie hydrostatische Funktionen ausüben.

Bei den Suctorien finden sich veränderliche meist geknöpfte, als Saugröhrchen wirkende Fortsätze des Körpers, welche sich am nächsten den Pseudopodien anschliessen. Der Körperinhalt der angebohrten Infusorien oder Algen fliesst durch die Saugröhrchen in den Körper der Acineten hinüber.

III. Membranen, Schalen, Skeletbildungen.

Diese sind ausserordentlich mannigfaltig. Viele Protisten, Amöben, Flagellaten sind nackt. In einfachen Fällen scheidet das Protoplasma an der Oberfläche eine chitinige Membran aus (z. B. Gromia), die aus Plättchen zusammengesetzt sein kann (Arcella). Hier und da werden fremde Partikelchen durch ein vom Körper geliefertes Bindemittel zu einer Art Gehäuse vereinigt (z. B. Difflugia). Eine feine Cuticula findet sich bei den meisten Infusorien, sie kann in einzelnen Fällen zu Schalen und Panzern erhärten. Eine Cuticula (Zellhaut) findet sich ferner bei den Gregarinen und manchen Flagellaten, wo sie, wenn sie fester wird und sich vom Protoplasma abhebt, zu einer Schale werden kann. Complicirt ist der Bau der Schale der Dinoflagellata, die nur hier aus Cellulose (dem Stoffe der Pflanzenzellmembran) besteht. Gallerthüllen sind ebenfalls verbreitet; sie kommen vor bei Heliozoen, allen Radiolarien (Calymma) und manchen Infusorien, besonders festsitzenden. Bei letztern sind sie oft mit fremden Partikelchen verklebt. Bei den marinen Rhizopoden entstehen durch secundäre Imprägnation einer anfänglich chitinigen Membran mit kohlensaurem Kalk und durch Auflagerung von solchem mannigfach gestaltete Kalkschalen. Diese sind entweder einkammerig (Monothalamia) oder werden vielkammerig (Polythalamia), mit verschiedenartiger Anordnung der Kammern. Die Schalen besitzen entweder eine einzige grosse Oeffnung zum Durchtritt des Protoplasma (Imperforata) oder sie sind von zahlreichen feinen Poren durchbohrt (Perforata).

Bei Heliozoen kommen durch Verkieselung einer organischen Grundsubstanz Skeletstücke zu Stande, welche gewöhnlich lose der Oberfläche des Weichkörpers aufgelagert sind. Bei Clathrulina bildet sich indessen eine kuglige, von zahlreichen Löchern durchbohrte Kieselschale.

Eine wunderbare Formenmannigfaltigkeit zeigen die Skeletbildungen der Radiolarien, die nur äusserst selten fehlen. Sie bestehen aus Gitterkugeln, von denen oft mehrere in einander geschachtelt und durch Stäbe verbunden sind oder aus radialen, gesetzmässig angeordneten Stäben, oder aus zweiklappigen Schalen u. s. w. u. s. w. Zwei durchaus verschiedene Skeletarten sind auseinanderzuhalten. Die einen bestehen aus Kieselsäure und dringen nie in die Centralkapsel ein — die andern (Acantharien) bestehen aus einer dem Chitin verwandten organischen Substanz (Acanthin) und sind immer centrogen, d. h. sie strahlen vom Mittelpunkt der Centralkapsel aus.

Bei der einen Hauptgruppe der Gregarinen (Polycystiden) wird der gestreckte Körper durch eine Scheidewand in einen vordern (Protomerit) und einen hintern Abschnitt (Deutomerit) getrennt. Vom Protomerit kann sich selbst wieder durch eine Scheidewand ein vorderer, vergänglicher mit Haken etc. bewaffneter, zum Anheften dienender Abschnitt (Epimerit) abgliedern. Die Scheidewände sind, ähnlich wie die Zellhaut selbst, ein Produkt des Ectoplasma.

Den bisher erwähnten Hüll- und Skeletbildungen sind gegenüberzustellen die Cysten oder Kapseln. Ihre Bildung (Einkapselung, Encystirung) erfolgt bei den verschiedensten Protozoen zum Schutze gegen Eintrocknen, gegen Fäulniss, nach reichlicher Nahrungsaufnahme behufs ungestörter Verdauung, bei der Ueberwinterung etc. — sehr häufig

vollzieht sich die Fortpflanzung (durch Theilung, Knospung, Sporenbildung) nach vorangehender Bildung und unter dem Schutze einer Cyste.

IV. Einrichtungen zur Nahrungsaufnahme.

Die Organe der Bewegung (amöboide Fortsätze, Pseudopodien, Saugfüsschen, Geisseln, Cilien etc.) dienen meist auch zum Erfassen, Einsaugen oder Herbeistrudeln der Nahrung. Bestimmte Stellen zur Aufnahme der Nahrung existiren bei den Moneren, Sarcodinen, Gregarinen, Suctorien und denjenigen Flagellaten, die sich in pflanzlicher Weise ernähren, nicht. Bei den übrigen Flagellaten und bei den Infusorien findet sich an einer bestimmten Stelle des Körpers (bei den Flagellaten an der Basis der Hauptgeissel) eine Einsenkung des Ectoplasma (Mund und Schlund), durch welche feste Nahrung in das Endoplasma befördert wird. Bei den Infusorien steht der Mund in naher Beziehung zu besonders (zu Kreisen, Spiralen etc.) angeordneten Wimpern, welche die Nahrungspartikelchen in ihn hineinstrudeln. Es kann auch nur eine bestimmte Stelle des Körpers vorübergehend als Mund fungiren. Dieser ist dann nur im Momente der Nahrungsaufnahme wahrnehmbar. Auch eine Afteröffnung oder Afterstelle kann zum Zwecke der Entleerung unverdauter Nahrungsreste bei den erwähnten Protozoen vorkommen.

V. Einrichtungen zur Excretion.

Als Einrichtungen zur Excretion, d. h. zur Entfernung aus dem Körper von unnütz gewordenen Produkten des Stoffwechsels werden die sogenannten contractilen Vacuolen mit zweifelhaftem Rechte betrachtet. Sie finden sich bei den meisten Amöben, Heliozoen, Flagellaten (exclusive Cystoflagellaten) und Infusorien, fehlen den Rhizopoden, Radiolarien, Gregarinen und Cystoflagellaten. Ihre Zahl ist sehr verschieden. Wo eine einzige vorkommt, ist ihre Lage gewöhnlich eine bestimmte. Ein scharfer Unterschied zwischen contractilen und nicht contractilen Vacuolen existirt nicht. Die ersteren sind wandungslose, mit Flüssigkeit gefüllte Vacuolen, die, wo eine Differenzirung des Protoplasmas in Ecto- und Endoplasma existirt, gewöhnlich im ersteren liegen. Sie vergrössern sich langsam und ziehen sich nachher rascher, oft plötzlich zusammen. Vor und während der Contraction rücken sie an die Oberfläche und entleeren ihren Inhalt durch eine nur im Momente der Evacuation sichtbare Oeffnung nach aussen. Sie entstehen von neuem als ein kleines Tröpfchen oder als mehrere später zusammenfliessende Tröpfchen. Vielleicht dienen sie auch zur Unterhaltung eines Wasserwechsels (Entleerung des durch den Mund aufgenommenen Wassers) und damit zur Respiration.

VI. Trichocysten.

Kleine Bläschen mit vorschnellbaren Fäden, ähnlich den Nesselkapseln der Coelenteraten, kommen im Ectoplasma einiger Infusorien und einer Flagellate vor.

VII. Stigmata (rothe Augenflecke)

finden sich, gewöhnlich in der Einzahl, bei vielen gefärbten Flagellaten. Dass sie lichtempfindende Organe sind, erscheint höchst problematisch.

VIII. Kerne

scheinen bei den Moneren zu fehlen. Bei allen übrigen kommen sie entweder in der Einzahl (viele Amöben, manche Heliozoen, alle Gregarinen, die meisten Flagellaten und Infusorien) oder in der Mehrzahl vor. Sie liegen im Endoplasma, bei den Radiolarien in der Centralkapsel, bei den Gregarinen im Deutomerit, und sind entweder bläschenförmig (mit Membran, Kernsaft und einem oder mehreren Kernkörperchen; hie und da ist eine Art Kerngerüst beobachtet) oder homogen. Ihre Gestalt ist sehr verschieden. Complicirt sind die Kernverhältnisse bei den meisten Infusorien; hier findet sich ein Kern und, ihm mehr oder weniger dicht anliegend, ein Neben- oder Ersatzkern (früher fälschlich als Nucleolus bezeichnet). Der Kern degenerirt (und zerfällt oft) während und nach der Copulation, wird häufig wenigstens zum Theil ausgestossen, ein Vorgang, der mit der Ausstossung der Richtungskörperchen bei den reifenden Eiern der Metazoen verglichen wurde. Der neue Kern bildet sich aus Theilen des Ersatzkernes mit oder ohne Beihülfe von Theilstücken des alten Kerns.

Die Theilung des Kerns ist entweder (in den meisten Fällen) eine direkte (Einschnürung, hantelförmiges Stadium, Trennung der Hälften) oder sie verläuft ähnlich wie bei der später zu schildernden indirekten Kerntheilung der Metazoen.

IX. Fortpflanzung.

Die Fortpflanzungserscheinungen der Protozoen verdienen eingehendere Berücksichtigung, da wir innerhalb dieser Abtheilung eine ziemlich vollständige Reihe von Uebergängen zwischen der einfachsten Fortpflanzung durch Zweitheilung bis zu der geschlechtlichen Fortpflanzung kennen.

Fortpflanzung durch einfache Zweitheilung (Quer-, Längs-, Schieftheilung) kommt bei fast allen Abtheilungen der Protozoen vor. Sie ist hauptsächlich charakteristisch für die Moneren, viele Rhizopoden viele Flagellaten und für alle Infusorien. Nur bei den Gregarinen ist sie nicht beobachtet.

Von ihr unterscheidet sich die Fortpflanzung durch Knospung oder Sprossung im einfachsten Falle dadurch, dass das eine Theilstück (Knospe) kleiner ist, als das andere (Mutterthier). Die geringe Grösse der Knospe bedingt dann in den meisten Fällen die Möglichkeit der Bildung zahlreicher Knospen an der Oberfläche des Mutterthieres.

Diese Art der Fortpflanzung findet sich bei Rhizopoden, Heliozoen, Radiolarien, einzelnen Gregarinen, Noctiluca und den Suctoria oft zusammen mit der Fortpflanzung durch Theilung.

Bei vielen Formen geht wahrscheinlich der Fortpflanzung durch Theilung und Knospung eine Conjugation (vorübergehende Verbindung oder Verschmelzung) oder Copulation (dauernde Verschmelzung) zweier Individuen voraus.

Bei vielen Protozoen der verschiedensten Abtheilungen trennen sich die durch Theilung oder Knospung entstehenden Individuen nicht vollständig von einander, sondern bleiben mehr oder weniger innig mit einander vereinigt und bilden so Colonien einzelliger Organismen. Diese Colonien sind von der grössten Bedeutung, indem sie eine niedere Stufe der Zellcolonien der Metazoen darstellen und (siehe unten)

sich in manchen Fällen in einer Weise fortpflanzen, die sehr stark an die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen und Pflanzen erinnert.

Als Beispiele der Fortpflanzung durch Knospung wählen wir Noctiluca, wo sie neben der Fortpflanzung durch einfache Zweitheilung, wahrscheinlich nach vorausgegangener Copulation zweier Noctilucenindividuen, vorkommt. Der Vorgang ist kurz und schematisch dargestellt folgender. Die Knospung zeigt sich nur bei Individuen, welche, wie nach Verlauf der Copulation, die Bewegungsorgane und die Mundöffnung verloren haben und eine einfache kuglige Blase darstellen, an deren Wand noch an der ursprünglichen Stelle die Hauptansammlung des Plasmas (Centralplasma) mit dem Kern sich befindet. Das Centralplasma wölbt sich hier etwas vor, dann theilt sich der Kern durch eine Art indirekter Theilung und zugleich sondert sich das Centralplasma in 2 Hügel. Die Theilung des Plasmas ist, wie auch auf den folgenden Stadien, nur eine oberflächliche, indem seine tiefere Partie ungetheilt bleibt. Durch fortgesetzte Theilung entstehen 4, 8, 16, 32, 64 u. s. w. Kerne, bis zu 512 und ebenso viele oberflächliche Protoplasmahügel. Dann grenzt sich jeder Protoplasmahügel mit seinem Kern auch in der Tiefe von den benachbarten ab und bildet eine gesonderte Knospe, an der sich bald eine Geissel und ein eigenthümlicher Fortsatz entwickelt und die sich als Schwärmspore (Fig. 11, Seite 8 *b*, *c*) vom Mutterthiere loslöst. Die weitere Entwicklung dieser Schwärmer zu jungen Noctilucen ist noch nicht verfolgt. Der ganze Vorgang der Knospenbildung zeigt eine grosse Aehnlichkeit mit der discoidalen Furchung der meroblastischen Eier von Metazoen, von der wir später sprechen werden.

Sehr verbreitet bei den Protozoen ist die Fortpflanzung durch fortgesetzte Theilung und Sporenbildung. In letzterem Falle zerfällt der ganze Körper oder der grösste Theil desselben simultan in eine meist sehr grosse Anzahl von kernhaltigen Stücken, Sporen. Diese beiden Fortpflanzungsarten vollziehen sich meistens an ruhenden, encystirten Individuen und häufig nach vorhergehender Copulation oder Conjugation der Individuen, so vornehmlich bei Gregarinen und Flagellaten. Sie können mit der gewöhnlichen Fortpflanzung durch Theilung zusammen vorkommen. Die Sporen sind meist freibeweglich, bisweilen amöboid, häufig (Flagellaten, Radiolarien, einige Heliozoen und Rhizopoden) als Schwärmsporen mit einer oder wenigen Geisseln ausgestattet. Bisweilen (Gregarinen) vermehren sich die Sporen selbst wieder durch Theilung und erst die so entstandenen Theilstücke werden wieder zu erwachsenen Thieren.

Fortpflanzung bei coloniebildenden Protozoen.

Freischwimmende oder festsitzende Colonien kommen durch unvollständige Theilung und Knospung zu Stande. Bei coloniebildenden Radiolarien (den Polycyttarien aus der Abtheilung der Spumellarien) können getrennte Colonien mit einander verschmelzen; Colonien können sich durch Theilung vermehren.

Die gewöhnliche Fortpflanzungsweise der coloniebildenden Flagellaten und Radiolarien ist die Bildung von mit Geisseln ausgestatteten Schwärmsporen, die entweder durch simultane oder — häufiger — successive Theilung des Körpers in zahlreiche Theilstücke erfolgt.

Bei den Radiolarien betheiligt sich ausschliesslich der Inhalt der Centralkapsel an der Sporenbildung, welche durch frühzeitige oder späte Theilungen des anfänglich einfachen Kernes eingeleitet wird.

Jede Schwärmspore wird bei den nicht coloniebildenden Formen zu einem Radiolar. Bei den coloniebildenden Formen aber werden zweierlei Sporen abwechselnd gebildet: 1. Isosporen, entsprechend den gewöhnlichen Sporen der übrigen Radiolarien, und 2. Anisosporen, deren es selbst wieder 2 Arten giebt, kleinere Microsporen und grössere Macrosporen. Die Isosporen entwickeln sich direkt zu einem jungen Radiolar, die Anisosporen aber höchst wahrscheinlich erst nach erfolgter Copulation einer Micro- mit einer Macrospore. Aus dem jungen Radiolar geht dann durch fortgesetzte Zweitheilung oder Knospung (Bildung sogenannter extracapsulärer Körper) eine Colonie hervor. Die Macro- und Microsporen werden entweder in einem und demselben oder in verschiedenen Individuen einer Colonie gebildet. Wir haben hier wahrscheinlich einen regelmässigen Wechsel von Generationen vor uns, von denen sich die eine durch Isosporen, die andere durch copulirende Anisosporen fortpflanzt.

Höchst wichtig und interessant sind die Fortpflanzungsverhältnisse der coloniebildenden Flagellaten. Im einfachsten Falle zerfällt jedes Individuum einer Colonie durch successive Theilung in eine bestimmte Anzahl von Theilstücken, die mit einander vereinigt bleiben und sich als Tochtercolonie von der Muttercolonie loslösen. In andern Fällen (Pandorina) entsteht nach einer Reihe sich in dieser Weise fortpflanzender Generationen eine Generation, deren Individuen sich zwar auch theilen. Die Theilstücke (Gameten) bleiben aber nicht mit einander vereinigt, sondern trennen sich. Je 2 Gameten, häufig von etwas verschiedener Grösse, copuliren mit einander. Das Copulationsprodukt (Zygote) wird nach einem ruhenden Dauerzustande durch fortgesetzte, unvollständige Theilung wieder zu einer Colonie. Die Fortpflanzung von Eudorina unterscheidet sich von der von Pandorina dadurch, dass 2 scharf unterschiedene Arten von Gameten, männliche und weibliche, gebildet werden. Die sie erzeugende, auf eine Reihe sich in gewöhnlicher, ungeschlechtlicher Weise fortpflanzender Generationen folgende geschlechtliche Generation ist entweder männlich oder weiblich. Bei der weiblichen Colonie zeichnen sich die einzelnen Individuen (ovoide Gameten) durch besondere Grösse aus; bei der männlichen theilen sich die Individuen in Haufen (Platten) von 32—64 spermoiden Gameten, von denen jede 2 Geisseln erhält. Die Platten lösen sich als freischwimmende Gebilde ab. Wenn eine solche Platte auf eine weibliche Colonie stösst, so bleibt sie an ihr haften, und löst sich in die einzelnen männlichen Gameten auf, die mit den weiblichen Gameten copuliren. An Eudorina schliesst sich — in der Fortpflanzungsweise fast direkt zu den höhern Pflanzen und Thieren hinüberführend — Volvox an. Die Colonie (Fig. 21) erscheint hier insofern auf einer höhern Stufe der Ausbildung, als eine Arbeitstheilung der verschiedenen Individuen eingetreten ist. Nur einzelne Individuen sind fortpflanzungsfähig, bei den ungeschlechtlichen Generationen die Parthenogonidien (aus jeder Parthenogonidie geht durch fortgesetzte unvollständige Theilung eine Colonie hervor, die sich von der Muttercolonie loslöst), bei der geschlechtlichen Generation die Gameten. Männliche und weibliche Gameten werden im Gegensatz zu Eudorina in einem und demselben Individuum erzeugt. Die weiblichen Gameten sind einfache, sich durch stärkeres Wachsthum auszeichnende Individuen (Zellen) der Colonie. Haufen männlicher Gameten hingegen entstehen durch successive Theilung aus bestimmten Individuen (Zellen) der

Colonie. (Aus einer solchen Mutterzelle können bis 128 männliche Gameten hervorgehen.) Die männlichen Gameten lösen sich los, bewegen sich vermittelst ihrer Geisseln und copuliren mit den weiblichen Gameten. Aus der ruhenden Zygote geht dann durch successive Theilung (2, 4, 8, 16 u. s. w.) eine Colonie (junger Volvox) hervor.

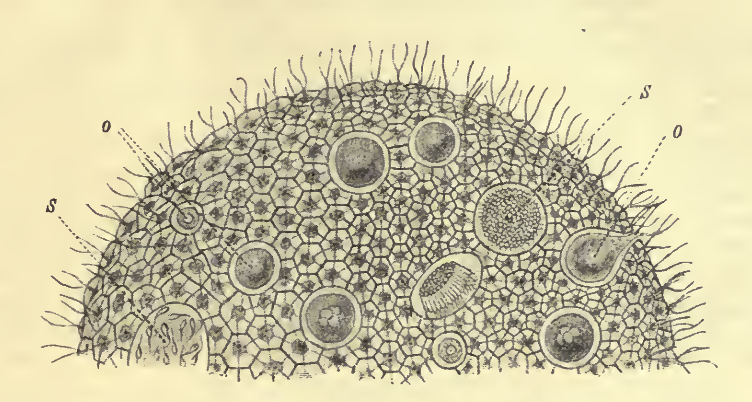


Fig. 21. **Volvox globator**, geschlechtliche, hermaphroditische Colonie, nach CIENKOVSKY und BÜTSCHLI combinirt und etwas schematisirt. *S* männliche Gameten (Spermatozoen), *O* weibliche Gameten (Eier).

Wir haben hier einen ächten Generationswechsel vor uns, indem ungeschlechtlich sich fortpflanzende Generationen mit einer geschlechtlich sich vermehrenden abwechseln. Die geschlechtliche Fortpflanzung entspricht derjenigen der Metazoen und höheren Pflanzen. Der hermaphroditische Volvox (Flagellatencolonie) entspricht einem sehr einfachen hermaphroditischen Metazoen. Die weiblichen Gameten entsprechen den Eiern, die männlichen den Spermatozoen, die Copulation der weiblichen mit den männlichen Gameten stellt eine einfache Art der Befruchtung des Eies durch das Spermatozoon dar. Die Zygote entspricht dem befruchteten Ei. Die Bildung einer neuen Volvoxcolonie durch successive Zweitheilung der Zygote entspricht der successiven Theilung der Eizelle, die man bei den Metazoen als Furchung bezeichnet.

Auch bei coloniebildenden Infusorien ist Copulation kleinerer und grösserer Individuen beobachtet worden. (Fig. 16, Seite 10, c.)

Uebersicht der wichtigsten Litteratur.

Allgemeine Werke über Zoologie, vergleichende Anatomie und Ontogenie u. s. w.

G. Cuvier. *Leçons d'anatomie comparée, publiées par Duméril et Duvernoy.* 5 *vol. Paris* 1799—1805. — *Deutsch: Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Uebersetzt von Froriep und Meckel.* 4 *Bände. Leipzig* 1809—1810. — *Id. Seconde édition.* 8 *vol. Paris* 1835—46.

J. F. Meckel. *System der vergleichenden Anatomie.* 6 *Bände. Halle* 1821—1833.

C. E. von Bär. *Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere.* 2 *Bände. Königsberg* 1828 *bis* 1837.

J. Müller. *Handbuch der Physiologie des Menschen.* 2 *Bde.* 4. *Aufl. Coblenz* 1844.

R. Leuckart. *Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig* 1848.

v. Siebold *u.* **Stannius**. *Handbuch der Zootomie. Berlin* 1854. (*Wirbelthiere incomplet.*)
F. Leydig. *Vom Baue des thierischen Körpers. I. Band.* 1. *Hälfte. Tübingen* 1864. (*Mit Atlas.*)
Derselbe. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.
C. Vogt. *Zoologische Briefe.* 2 *Bände.* 1859.
E. Haeckel. *Generelle Morphologie der Organismen.* 2 *Bde. Berlin* 1866.
Derselbe. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Leipzig 1875.
Derselbe. Anthropogenie. Leipzig 1876.
T. H. Huxley. *Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Uebersetzt von Spengel. Leipzig* 1878.
Derselbe. Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Uebersetzt von Ratzel. Breslau 1873.
C. Gegenbaur. *Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig* 1870.
Derselbe. Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1878.
F. M. Balfour. *Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebersetzt von Vetter. Jena* 1881.
C. Claus. *Lehrbuch der Zoologie.* 3. *Auflage. Marburg u. Leipzig* 1885.
H. Ludwig. *J. Leunis Synopsis der Thierkunde.* 2 *Bände. Hannover* 1883—1886.
C. Vogt *u.* **E. Jung**. *Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie.* 1 *Band.* 1888.
V. Carus. *Geschichte der Zoologie. München* 1872.
Ch. Darwin's *gesammelte Werke. Uebersetzt von Carus.*
Milne Edwards. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux.*
Bronn's *Klassen und Ordnungen des Thierreichs u. s. w. u. s. w.*

Protozoen.

E. Haeckel. *Studien über Moneren und andere Protisten. Leipzig* 1870.
M. Schulze. *Ueber den Organismus der Polythalamien. Leipzig* 1854.
E. Haeckel. *Die Radiolarien. Eine Monographie. Bd. I. II u. III. Berlin* 1862. 1887. 1888.
R. Hertwig. *Der Organismus der Radiolarien. Jena* 1879.
Ch. G. Ehrenberg. *Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen. Leipzig* 1838.
Claparède *et* **Lachmann**. *Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. Genève* 1858. 1859.
Fr. Stein. *Der Organismus der Infusionsthiere. I—III. Leipzig* 1859. 1867. 1879.
O. Bütschli. *Ueber die Conjugation der Infusorien, in: Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge etc. Frankfurt* 1876.
Saville Kent. *A manual of the Infusoria. London* 1880—1882.
Dujardin. *Histoire naturelle des Infusoires, in: Suites à Buffon. Paris* 1841.
Carpenter. *Introduction to the study of the Foraminifera. London Ray Soc.* 1862.
J. Müller. *Ueber die Thalassicolen, Polycystinen und Acanthometren. Abhandl. der Berliner Akademie* 1858.
O. Bütschli. *Protozoen, neu bearbeitet, in: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. I. Band. Leipzig* 1880. *Noch nicht vollendet.*
K. Brandt. *Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoëen) des Golfes von Neapel. Berlin* 1885.
E. Haeckel. *Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger. London* 1887.
Balbiani. *Verschiedene Abhandlungen im: Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, I—IV.*
Verschiedene wichtige Abhandlungen von Haeckel, Hertwig, Schneider, Engelmann, Maupas, F. E. Schulze, Greeff, Bergh, Czienkovsky, Jikeli etc.

Eizelle, Samenzelle, Befruchtung, geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen.

Während die Protozoen entweder einfache Zellen oder Colonieen gleichartiger Zellen sind, erscheinen alle übrigen Thiere oder Metazoen als complicirtere Verbände, bei denen die einzelnen Zellen nicht mehr alle gleichartig sind, sondern dadurch, dass zwischen ihnen Arbeitstheilung eingetreten ist, dass eine jede Zelle oder eine Gruppe bestimmter Zellen innerhalb des Gesammtverbandes nur einer ganz bestimmten Verrichtung im Lebensprocesse obliegt, auch in ihrem Bau diesen Verrichtungen entsprechend mehr oder weniger verschieden-

artig gebaut sind. (Polymorphismus der Zellen einer Metazoen-Zellcolonie.) Wie wunderbar complicirt ein solcher „Zellenstaat“ auch bei den Metazoen sein mag, immer geht er (mit Ausnahme der ungeschlechtlichen Fortpflanzung) bei seiner Entwicklung durch fortgesetzte Zelltheilung aus einer einzigen Zelle, dem befruchteten Ei, hervor. Dieses ist das Produkt der Verschmelzung einer weiblichen Fortpflanzungszelle mit einer männlichen Fortpflanzungszelle, d. h. das Resultat der Befruchtung. Die Fortpflanzung durch solche geschlechtlich differenzirte Fortpflanzungszellen wird als geschlechtliche Fortpflanzung bezeichnet. Sie kommt bei allen Metazoenarten (mit wenigen, nicht ganz sicher gestellten Ausnahmen) wenigstens zeitweise vor und bildet mit ein wesentliches Merkmal, durch welches sich die Metazoen vor den Protozoen auszeichnen. Freilich fanden wir schon bei letztern Anfänge der geschlechtlichen Fortpflanzung. Wie innerhalb der Protozoen eine Reihe von Erscheinungen zu der geschlechtlichen Fortpflanzung der Volvoxcolonien hinführen, so schliesst sich die letztere unmittelbar an die einfachste Art der geschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen an.

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung sind zwei Dinge auseinanderzuhalten. 1. Die bei derselben stattfindende Verschmelzung zweier Zellen, eine Erscheinung, welche in den Copulations- und Conjugationsvorgängen der Protozoen ihr Analogon hat. Ursprung und Bedeutung dieser Erscheinungen ist nicht sicher ermittelt. Viele Forscher suchen sie in einer Kräftigung des Verschmelzungsproduktes, d. h. des jungen neuen Individuums.

2. Die verschiedene Gestalt oder der geschlechtliche Dimorphismus der verschmelzenden Fortpflanzungszellen. Dieser wird durch das Princip der Arbeitstheilung erklärt. Die Fortpflanzungszellen haben eine doppelte Aufgabe zu erfüllen. 1. Eine solche Zelle muss mit einer andern verschmelzen (Befruchtung); und 2. nach der Verschmelzung einen dem älterlichen ähnlichen neuen Organismus bilden. Zur Sicherung der ersten Aufgabe ist freie Beweglichkeit nützlich (damit sich die Fortpflanzungszellen aufsuchen und treffen können); und ferner unter Umständen Resistenzfähigkeit gegen äussere Einflüsse. Um die zweite Aufgabe zu erfüllen, müssen die Zellen eine beträchtliche Grösse haben und womöglich Nährmaterial enthalten, das bei der Entwicklung verbraucht werden kann. Beide Zwecke können nicht ohne Schaden für jeden von ihnen von den Fortpflanzungszellen erreicht werden. Es ist Arbeitstheilung eingetreten. Die einen erfüllen die erste Aufgabe, sie sind sehr beweglich, resistent und ausserdem sehr klein (die kleinsten Zellen des Organismus). Ihre Kleinheit bietet ausserdem den Vortheil, dass sie in grosser Anzahl erzeugt werden und leicht in die zweite Art von Fortpflanzungszellen eindringen können. Man nennt sie männliche Fortpflanzungszellen, Samenzellen, Samenfäden oder Spermatozoen.

Die andern erfüllen die zweite Aufgabe. Sie sind gross und häufig mit viel Reservenahrung erfüllt (die grössten Zellen des Organismus). Sie ersetzen die freie Beweglichkeit durch Grösse und Masse. Man nennt sie weibliche Fortpflanzungsprodukte oder Eizellen.

Männliche und weibliche Fortpflanzungsprodukte werden entweder in einem und demselben Metazoenindividuum (Zellenstaat) gebildet (Hermaphroditismus) oder in 2 verschiedenen Individuen, Männchen und Weibchen (Gonochorismus, Trennung der Geschlechter). Letzteres erscheint bei den Metazoen im Allgemeinen als die Regel,

ersteres als die Ausnahme. Die Ursachen, welche eine Trennung der Geschlechter bedingten, sind höchst wahrscheinlich ganz ähnliche wie die, welche die Befruchtung im Thierreich herbeiführten. Bedenkt man, dass auch bei hermaphroditischen Thieren doch häufig eine gegenseitige Begattung zweier Individuen stattfindet, oder dass Einrichtungen vorkommen, welche eine Befruchtung der Eier eines Thieres durch die Spermatozoen desselben Individuums (Selbstbefruchtung) verhindern, so gewinnt die neuerdings vielfach ausgesprochene Ansicht an Wahrscheinlichkeit, dass alle Metazoen ursprünglich getrennt geschlechtlich waren und dass der Hermaphroditismus aus dem männlichen oder weiblichen Zustand secundär hervorgegangen ist.

Der Nutzen der Fremdbefruchtung setzt den Nutzen einer geschlechtlichen Differenzirung der Fortpflanzungszellen in frei bewegliche Spermatozoen und in massige Eier in erneutes Licht. Zur weitern Sicherung der Fremdbefruchtung tritt bei sehr vielen Metazoen die Begattung ein. Es finden sich bei diesen Thieren besondere Begattungsorgane, vermittelst deren die Spermatozoen aus dem Körper der Männchen in den Geschlechtsapparat der Weibchen und somit in die Nähe der Eier gebracht werden.

Das thierische Ei.

Das reife, befruchtungsfähige **Ei** ist überall im Thierreich eine einfache Zelle und zeigt den typischen Bau einer solchen. Es besteht aus dem Protoplasma, das beim Ei als Dotter bezeichnet wird, und aus dem Kern, das beim unbefruchteten Ei den Namen eines Keimbläschens erhalten hat. Das Ei ist entweder nackt oder von einer oder mehreren Membranen und Hüllen umgeben. Diese sind ihrer Entstehung nach von sehr verschiedener Natur. Sie werden entweder von der Eizelle selbst ausgeschieden und entsprechen dann als eigentliche primäre Dotter- oder Eihäute den Membranen der gewöhnlichen Zellen, oder sie werden in verschiedener Weise von den umgebenden Geweben des mütterlichen Körpers geliefert und von aussen um das Ei herumgelegt. In diesem Falle kann man sie als secundäre oder accessorische Eihüllen bezeichnen. — Die Eier entstehen in besonderen Organen des Metazoenkörpers, die als Ovarien oder Eierstöcke bezeichnet werden. Diese sind im einfachsten Falle Haufen von Zellen, von denen eine oder mehrere durch stärkeres Wachsthum zu Eizellen werden.

Die Vorgänge der Bildung, des Wachsthums und der Reifung der Eier sind im Thierreich ebenso verschiedenartig, als der Bau der Ovarien selbst. Es ist vor allem die Nothwendigkeit einer reichlichen **Ernährung** der Eier, welche die mannigfaltigsten Modifikationen bedingt. Die erste Bildungsstätte der Eier ist entweder eine Protoplasmamasse mit eingestreuten Kernen, oder eine Ansammlung gleichartiger von einander deutlich abgegrenzter, kleiner Zellen. Im erstern Falle vermehren sich die Kerne, im letztern die Zellen durch Theilung. Nachdem diese Vermehrung eine Zeit lang gedauert, grenzt sich im erstern Falle das Protoplasma um die Kerne ab und es entstehen also auch hier selbständige Zellen. Alle diese Zellen sind junge Eikeime und befähigt, durch Wachsthum und Reifung zu Eiern zu werden. Doch nur in den seltensten Fällen werden wirklich alle Zellen zu Eiern; fast immer erhält eine grosse Anzahl von Keimzellen eine andere Bestimmung. Zur Ernährung der Eier dienen im Allgemeinen folgende

Einrichtungen: Bei den Thieren ohne Blutgefässsystem und Leibeshöhle liegen die Ovarien an der Wand des Darmes oder eines von diesem ausgehenden Gastrovascularsystems (Coelenteraten, Plathelminthen). Bei vielen Thieren entwickeln sich die Eier an der Wand der Leibeshöhle, ernährt durch die Leibesflüssigkeit, in die sie oft früher oder später gelangen und in ihr suspendirt heranreifen (viele höhere Würmer). Bei der grossen Mehrzahl der höhern Thiere wird für die Ernährung der Eier durch eine reiche Versorgung der Eierstöcke mit Blutgefässen gesorgt. — In den Fällen, wo nur ein Theil der Eikeime sich zu Eiern entwickelt, dienen die übrigen ihnen sehr häufig zur Nahrung oder stehen im Dienste ihrer Ernährung. Amöboid bewegliche Eizellen können die benachbarten Eikeime nach Art von Amöben fressen, oder es speichern die umgebenden Eikeime selbst Nahrung auf, die sie dann an die wachsende Eizelle abgeben, indem sie entweder ihren Inhalt in die Eizelle entleeren (Cephalopoden) oder diese durch Transfusion ernähren (Follikelbildungen). Bei Insekten können sich abwechselnd aus Eikeimen in den Eiröhren Nährzellen und Eizellen entwickeln. Am complicirtesten ist das Verhalten bei den meisten Plathelminthen, indem hier die Keimzellen eines ursprünglichen Eierstocks mehr oder weniger deutlich in zwei gesonderte Gruppen zerfallen. Die Keimzellen der einen Gruppe (Keimstock) werden zu Eizellen; die der andern (Dotterstock) zu mit Nahrungsdotter erfüllten Nähr- oder Dotterzellen. Bei andern Plathelminthen behält nur ein Theil der ursprünglich zahlreich vorhandenen Eierstöcke ihre ursprüngliche Funktion, während alle andern ausschliesslich zu Nahrungsdotter liefernden Dotterstöcken umgewandelt sind. Die Eier nehmen den Nahrungsdotter der Dotterzellen entweder schon vor der Befruchtung in sich auf oder es werden in eine Eikapsel neben wenigen befruchteten Eizellen viele Dotterzellen abgelagert, die dann während der Entwickelung verbraucht werden.

Der Kern oder das Keimbläschen (vesicula germinativa) des thierischen Eies zeichnet sich durch seine relativ beträchtliche Grösse aus. Er besteht aus einer meist zu einer deutlichen Membran differenzirten äusseren Schicht, welche den hellen und klaren Kernsaft enthält. In diesem liegen ein oder mehrere festere Kernkörper oder Keimflecke (maculae germinativae), die oft mit einander und mit der Kernmembran durch ein Gerüste dünner Fäden verbunden sind. Das Keimbläschen liegt bei manchen Eiern immer, bei andern wenigstens in sehr frühen Jugendstadien, im Centrum des Eies.

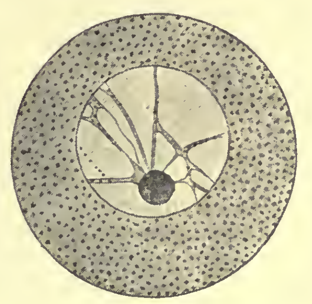


Fig. 22. **Eierstocksei eines Echinodermen**, nach O. HERTWIG. In der Mitte das Keimbläschen mit dem Kerngerüst und dem Keimfleck.

Der Eidotter.

Mit den vervollkommneten optischen Hülfsmitteln angestellte Untersuchungen verschiedener Forscher haben ergeben, dass das Protoplasma (bei Protozoen, Eizellen und Gewebszellen) selbst wieder eine feinere Structur aufweist. Es besteht aus sehr kleinen, festeren, zu feinsten, netzförmigen Strängen angeordneten Plasmapartikeln, die das Spongioplasma bilden, und dazwischen liegenden, klaren, homogenen, flüssigeren

Theilchen, die das Hyaloplasma darstellen. Das so beschaffene Protoplasma bildet nun nur in den seltensten Fällen den ganzen Eidotter. Vielmehr finden sich in den meisten Fällen dem Protoplasma Reservenahrungsstoffe in Form von fett- oder ölartigen Tröpfchen, Plättchen, Kugeln eingelagert, welche von dem sich entwickelnden Ei als Nahrung verbraucht werden. Sie bilden im Gegensatz zum eigentlichen lebenden aktiven Protoplasma des Eies, dem Bildungsdotter, einen passiven, leblosen, nur zur Ernährung dienenden Bestandtheil, das Deutoplasma oder den Nahrungsdotter. Die Menge und die Anordnung des Deutoplasma im Ei ist von grosser Bedeutung, weil davon die Art des Verlaufs der ersten Theilungsvorgänge am befruchteten Ei abhängt.

Es ist selten, dass im Ei kein Deutoplasma vorkommt. Schon häufiger findet sich nur eine sehr geringe, gleichmässig im Protoplasma vertheilte Menge desselben. (Holoblastische, alecithale Eier, Figur 23 C.) Solche Eier finden sich bei Thierarten, die entweder schon auf sehr frühen Stadien der Entwickelung selbst Nahrung suchen können, oder deren Embryonen sich im Innern des mütterlichen Körpers, und von diesem aus ernährt, entwickeln.

In der grossen Mehrzahl der Fälle enthält das Ei eine beträchtlichere Masse von Nahrungsdotter. Nach der Anordnung und Lage desselben unterscheidet man 2 verschiedene Eitypen.

I. Typus der telolecithalen Eier.

A. Im einfachsten Falle ist der Nahrungsdotter in nicht sehr beträchtlicher Menge vorwiegend in einer Hemisphäre dem Bildungsdotter eingelagert. Diese Hemisphäre bezeichnet man als die vegetative,

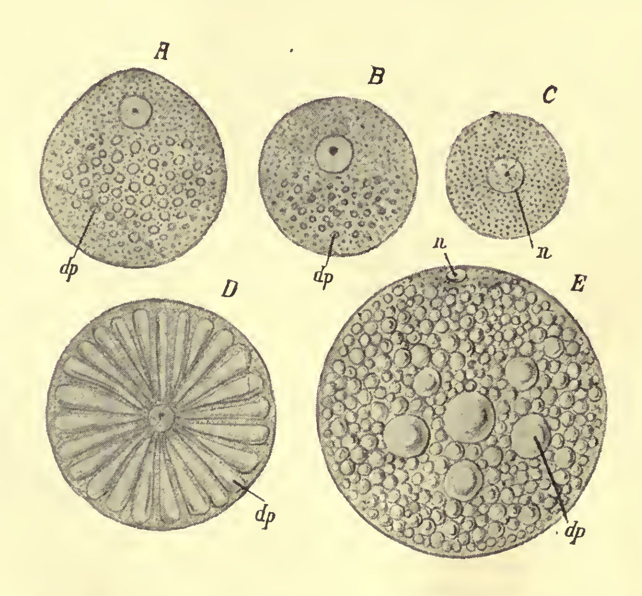


Fig. 23. **Structur verschiedener Eier.** *A* **und** *B* **Holoblastische telolecithale Eier.** *C* **Holoblastisches, zugleich alecithales Ei.** *D* **Centrolecithales Ei (einer Spinne).** *E* **Meroblastisches, telolecithales Ei.** *dp* Deutoplasma, *n* Kern oder Keimbläschen.

die andere, welche das Keimbläschen beherbergt, als die animale. Man kann dementsprechend auch einen animalen und einen vegetativen Eipol unterscheiden (Figur 23 B).

B. Die Menge des Nahrungsdotters nimmt so stark zu, dass der Bildungsdotter auf einen geringeren oder grösseren Kugelabschnitt am animalen Pole reducirt ist, in welchem das Keimbläschen liegt. Ausserdem erstreckt sich eine dünne Schicht von Protoplasma um das ganze Ei herum, eine Rinde bildend. Im übrigen Theil des Eies ist der Bildungsdotter durch die Entwickelung des Nahrungsdotters so sehr verdrängt, dass er nur noch wie spärliche Kittsubstanz in den Lücken zwischen den Nahrungsdotterelementen erhalten ist (holoblastische, telolecithale Eier, Figur 23 A).

C. Die Menge des Bildungsdotters ist im Verhältniss zum riesig entwickelten Nahrungsdotter so gering, dass ersterer am animalen Pol nur eine kleine, das Keimbläschen bergende Ansammlung und ausserdem noch eine sehr dünne Schicht um das ganze Ei herum bildet. Im weitaus grössten Theil des Eies ist der Bildungsdotter vom Nahrungsdotter ganz verdrängt (meroblastische, telolecithale Eier, Fig. 23 E).

II. Typus der centrolecithalen Eier.

Der Bildungsdotter bildet eine gleichmässige Schicht um das ganze Ei herum und ausserdem noch eine das Keimbläschen enthaltende Ansammlung im Mittelpunkt des Eies. Die Region zwischen Centrum und Peripherie wird

A. vorwiegend (holoblastische, centrolecithale Eier mancher Crustaceen) oder
B. fast oder ganz ausschliesslich (meroblastische, centrolecithale Eier der Tracheaten und vieler Crustaceen, Fig. 23 D)

vom Nahrungsdotter eingenommen.

Die Eihüllen.

Haben wir eingetheilt in primäre: Dottermembranen, Eimembranen und sekundäre: accessorische Eihüllen.

I. Die Dottermembran wird vom Eidotter selbst ausgeschieden. Sie kann zu verschiedenen Zeiten der Reifung des Eies gebildet werden und einen sehr verschiedenen Bau zeigen. Bisweilen ist sie doppelt. Häufig ist sie von zahlreichen Poren durchbohrt (Zona radiata). Nicht selten zeigt sie eine besondere Oeffnung: Micropyle. Poren sowohl als Micropyle stehen zur Ernährung des Eies in Beziehung und dienen in vielen Fällen zum Durchtritt der Spermatozoen.

II. Die secundären Hüllen sind selbst wieder sehr verschiedenartiger Natur. Sie stimmen darin überein, dass sie nicht vom Ei selbst gebildet werden.

a) Als Chorion bezeichnet man eine Membran, die sehr häufig von den das Ei umgebenden Zellen des Eierstocks (Follikelzellen) ausgeschieden wird. Sie liegt zwischen Ei und Follikelzellen.

b) Dazu können verschiedene andere accessorische Hüllen kommen, welche zu dem Ei erst später, auf seinem Wege durch die Ausführungsgänge der Ovarien durch besondere Drüsen hinzugefügt werden. Hieher gehören die Eikapseln, Eiweiss-, Gallerthüllen, Kalkschalen etc. Von den verschiedenen Eihüllen kann entweder nur eine allein, oder es können zwei oder mehrere gleichzeitig vorkommen.

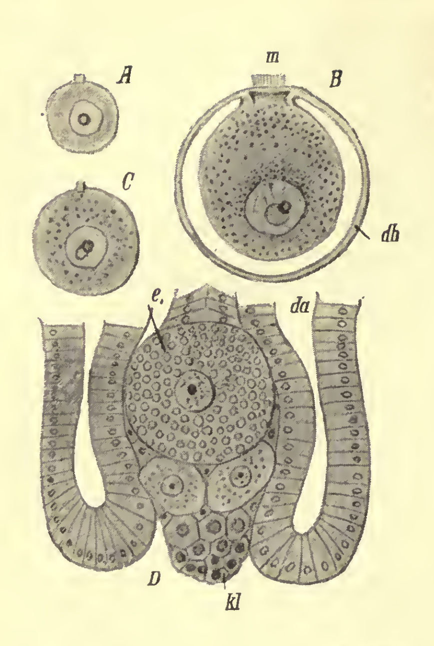


Fig. 24. *A, C, B* **Drei Eierstockseier einer Muschel** in verschiedenen Stadien der Entwicklung, nach FLEMMING. *m* Micropyle, *dh* Dottermembran.

D **Eierstock einer Meeresplanarie mit Eiern** auf verschiedenen Entwicklungsstadien. *da* Darmast oder Gastrokanal, *kl* Keimlager, *e* vorgerücktes Ei.

Als Beispiel für die **Entwicklung und Reifung** eines Eies wählen wir zunächst die Eibildung der Muscheln (Fig. 24 A, B, C). Die Eier entstehen hier aus bestimmten Zellen eines Keimepithels, die stärker wachsen und bald über das Epithel hervorragen, mit ihm aber eine Zeit lang durch einen stielförmigen Fortsatz verbunden bleiben. Durch diesen Stiel hindurch erfolgt wahrscheinlich die Ernährung des Eies vom Epithel aus. Im Plasma des Eies treten immer zahlreichere Dottertröpfchen auf. Der Kern wird bläschenförmig. Das Ei sondert an der Oberfläche eine Dotterhaut ab, welche da, wo der Eistiel mit dem Keimepithel sich verbindet, eine Unterbrechung erleidet, so dass, wenn das Ei sich loslöst, hier eine Oeffnung, eine Micropyle, vorhanden ist.

Ein weiteres Beispiel einer einfachen Eibildung mögen die Meeresplanarien (Fig. 24 D) liefern. Diese besitzen sehr zahlreiche Eierstöcke, für deren Ernährung dadurch gesorgt ist, dass sie zwischen den Darmästen, dicht an deren Wandung liegen. In jedem Eierstock befindet sich ein kleines Keimlager (*kl*), gebildet aus einem Häufchen kleiner Zellen mit Kern und wenig Protoplasma. Einzelne dieser Zellen wachsen und werden, indem sich zahlreiche Dottertröpfchen in ihnen ablagern und indem ihr Kern zum charakteristischen Keimbläschen sich umwandelt, zu Eiern. Andere Zellen bleiben klein, sie erhalten sich zwischen den stark wachsenden Eizellen und bilden so ein Gerüste im Eierstock, das sich in den Eileiter fortsetzt.

Als Typus eines exquisit meroblastischen, telolecithalen Eies mit complicirter Hüllenbildung wählen wir das Vogelei (Fig. 25 und 26). Das Ei wird im Innern des mütterlichen Körpers befruchtet und hat sich schon zu entwickeln begonnen, wenn es gelegt wird. Die verschiedenen Theile, die es dann erkennen lässt, haben eine sehr verschiedene Bedeutung und Entstehung. Im Innern des Eies erkennen wir die gelbe Dotterkugel, das sogenannte Eigelb (Fig. 25). Dieses allein wird im Eierstock gebildet und stellt das eigentliche Ei dar. Im Eierstock ist es noch eine einfache meroblastische Eizelle, die aus folgenden Theilen besteht:

1. aus einer äusseren, vom Ei selbst ausgeschiedenen Dotterhaut;

2. aus dem Bildungsdotter, welcher an einem Pole des Eies, am animalen, ein kleines Häufchen bildet, in welchem das Keimbläschen liegt. Dieses weissliche Häufchen entspricht der sogenannten Narbe oder dem Hahnentritt;

3. aus dem gelben Nahrungsdotter, welcher die Hauptmasse des Eies darstellt und concentrisch geschichtet erscheint;

4. aus dem weissen Nahrungsdotter, welcher unterhalb der Dotterhaut und unter dem Bildungsdotter eine dünne Rindenschicht um den gelben Dotter herum bildet und ausserdem in Form eines dicken, am Ende kuglig angeschwollenen Stranges vom animalen Pole aus sich bis in die Mitte des gelben Dotters einsenkt.

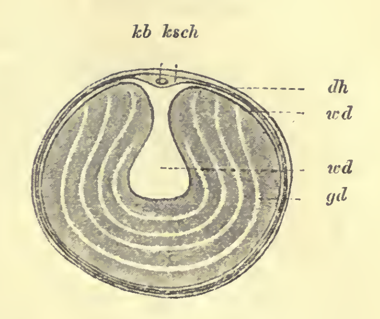


Fig 25. **Eizelle des Huhns aus dem Eierstock.** *ksch* Bildungsdotter (Hahnentritt), *kb* Keimbläschen, *wd* weisser Dotter, *gd* gelber Dotter, *dh* Dotterhaut. (Nach O. Hertwig.)

Wenn das so gebildete Ei aus dem Eierstock aus- und in den Eileiter übertritt, so scheiden die Wandungen der verschiedenen Theile dieses letzteren Hüllen (Fig. 26) um dasselbe aus, als da sind:

1. Das Eiweiss mit den Chalazen oder Hagelschnüren, d. h. etwas dichteren, spiralig aufgerollten Eiweisssträngen, welche von der Dottermembran nach aussen zu dem stumpfen und spitzen Pole des Eies gehen.

2. Die doppelte Schalenhaut, welche das Eiweiss allseitig umgiebt. Durch Auseinanderweichen der beiden sie bildenden Membranen entsteht am stumpfen Pole des Eies ein mit Luft gefüllter Hohlraum, die Luftkammer.

3. Die poröse Kalkschale.

Diese 3 Theile stellen also accessorische Hüllen des Eies dar.

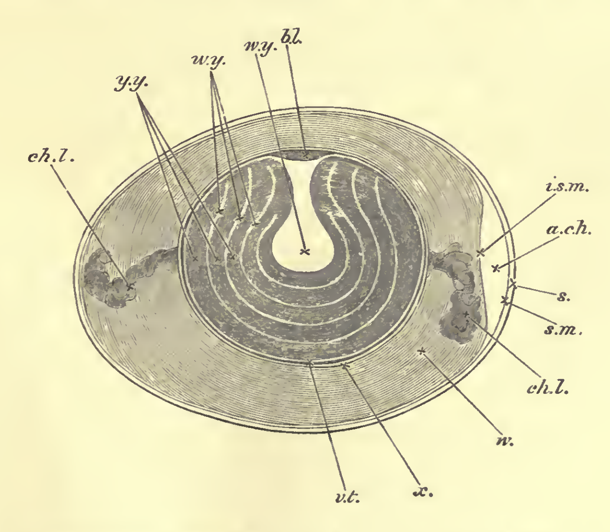


Fig. 26. **Schematischer Längsschnitt durch ein unbebrütetes Hühnerei,** nach Allen Thomson und O. Hertwig. *bl* Bildungsdotter, *wy* weisser Dotter, *yy* gelber Dotter, *w* Eiweiss, *ch.l.* Chalazen (Hagelschnüre), *a.ch.* Luftkammer, *i.s.m.* innere, *s.m.* äussere Schicht der Schalenhaut, *s* Schale.

Die männlichen Fortpflanzungszellen, Samenfäden oder Spermatozoen (Fig. 27)

gehören zu den kleinsten Zellen, die im Thierkörper gebildet werden. Wie die meist complicirte und mit vielen Schwierigkeiten der Untersuchung verbundene Entwickelung zeigt, ist jedes Spermatozoon ebenfalls eine einfache Zelle. Eine sehr gewöhnliche Form der Spermatozoen ist die sogenannte stecknadelförmige. Ein solches Spermatozoon besteht aus einem kleinen Knötchen, dem Kopf, der dem Ueberreste eines Zellkerns entspricht, und einem beweglichen, fadenförmigen Anhang, dem Schwanz, welcher protoplasmatischer Natur ist und grosse Aehnlichkeit mit dem Geisselfaden einer Flagellate zeigt. Neben dem Schwanz können noch Nebengeisseln vorkommen. Zwischen Schwanz und Kopf kann ein besonderes Zwischenstück eingeschaltet sein. Ausnahmsweise kommen auch kuglige, birnförmige etc., unbewegliche oder amöboid sich bewegende Spermatozoen vor. Die Spermatozoen entstehen in den Hoden in ganz ähnlicher Weise von einem Keimlager oder von einem Keimepithel aus, wie die Eier. Nach wiederholten Theilungen der ursprünglichen Bildungselemente entstehen Zellen, welche den Eikeimen gleichwerthig sind und als Spermakeime bezeichnet werden können. Während die Eikeime aber direkt durch Wachsthum und Reifung zu Eiern werden, erleiden die Spermakeime noch weitere Theilungen, deren Produkte die Samenfäden sind. Eine ähnliche, aber nicht ganz übereinstimmende Erscheinung haben wir schon bei Volvox kennen gelernt. Eine gewöhnliche Zelle der Colonie wird dort durch starkes Wachsthum zu einem grossen Ei, durch zahlreiche Theilungen aber zu einem Haufen kleiner Spermatozoen. — Der Befruchtung gehen als letzte

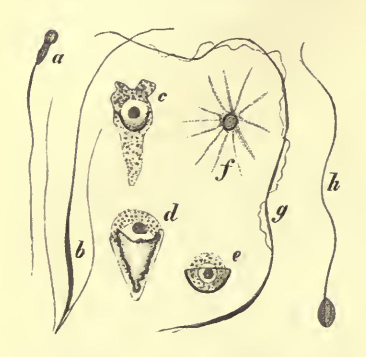


Fig. 27. **Verschiedene Formen von Spermatozoen.** *a* eines Säugethieres; *b* von einer Turbellarie mit 2 Nebengeisseln; *c*, *d*, *e* von Nematoden; *f* von einem Krebs; *g* vom Salamander (mit undulirender Membran); *h* verbreitetste Stecknadelform.

Reifungserscheinungen des Eies

die Vorgänge der Ausstossung der Richtungs- oder Polkörperchen voraus. Das Keimbläschen rückt gegen die Oberfläche des Eies (gegen den animalen Pol der polar differenzirten Eier hin) und erleidet hier beträchtliche Veränderungen. Es löst sich theilweise auf (Fig. 28). Aus Theilen seines Inhaltes bildet sich jene spindelförmige Figur, (Fig. 28 B)., welche für die indirekte Kerntheilung charakteristisch ist (siehe unten p. 34 u. 35). Die eine Hälfte der Spindel tritt in einen kleinen, sich an der Oberfläche des Eies hervorwölbenden Hügel von Protoplasma hinein. Dann schnürt sich dieser Hügel (Fig. 29) als erster Richtungskörper vollständig vom Ei ab. In ganz ähnlicher Weise bildet sich sodann ein zweiter Richtungskörper. Die Bildung eines Richtungskörpers erscheint also als ein Knospungsvorgang, als eine Art Zelltheilung, bei der die eine Tochterzelle, das Richtungskörperchen, sehr viel kleiner ist, als die andere, das Ei. — Die nach der Bildung des

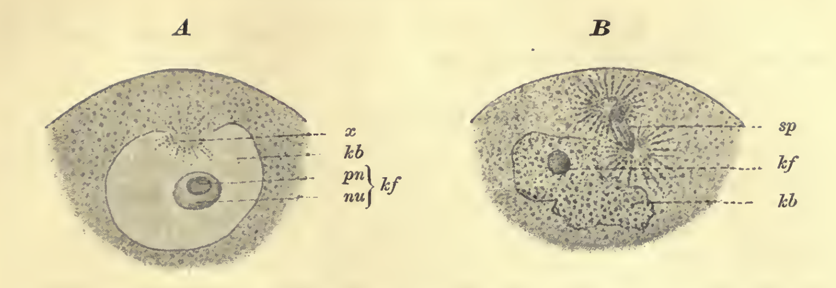


Fig. 28. **Ausschnitte aus Eiern von Asterias glacialis** nach O. HERTWIG. Rückbildung des Keimbläschens und Bildung der Kernspindel. *x* Protoplasmahöcker, *kf* Keimfleck, der sich in 2 distinkte Substanzen *pn* und *nu* sondert, *kb* Keimbläschen, *sp* Kernspindel.

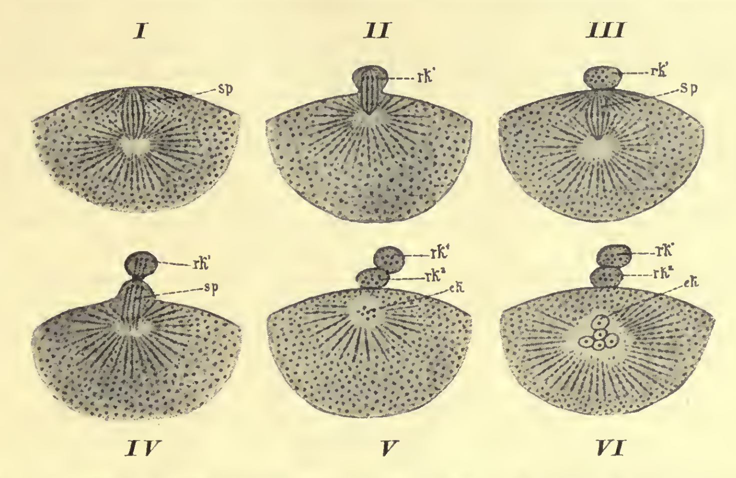


Fig. 29. **Bildung der Richtungskörperchen bei Asterias glacialis** nach O. HERTWIG. *sp* Kernspindel, rk^1 erstes, rk^2 zweites Richtungskörperchen, *ek* weiblicher Vorkern.

zweiten Richtungskörperchens im Ei zurückgebliebene Hälfte der Kernspindel verwandelt sich in einen Eikern, der vom ursprünglichen Keimbläschen recht verschieden, vor allem viel kleiner ist. Dieser Kern wird als weiblicher Vorkern bezeichnet.

Bei manchen Abtheilungen, z. B. vielen Insekten, giebt es Arten, bei denen abwechselnd mit den geschlechtlich durch befruchtete Eier sich fortpflanzenden Generationen solche auftreten, die sich durch parthenogenetische Eier vermehren, d. h. durch solche Eier, die sich ohne Befruchtung entwickeln. Bei derartigen Eiern wird, nach neueren Beobachtungen, nur ein Richtungskörper gebildet. Ueber die Bedeutung aller dieser Reifungserscheinungen sind verschiedene Hypothesen aufgestellt worden. Ich citire nur die Namen der Autoren solcher Hypothesen: BÜTSCHLI, BALFOUR, MINOT, SABATIER, VAN BENEDEN, WEISMANN.

Bei der Bildung und Reifung der Spermatozoen sind Vorgänge beobachtet worden, welche mit der Ausstossung der Richtungskörperchen aus dem Ei verglichen werden. Der Kern der reifen Spermatozoen wird als männlicher Vorkern bezeichnet.

Wenn die Richtungskörper ausgestossen sind, so ist das Ei befruchtungsfähig. Der Vorgang der

Befruchtung

selbst verläuft in folgender Weise: Von zahlreichen sich an das Ei heran drängenden Spermatozoen ist es normaler Weise nur ein einziges, welches befruchtet. Es ist dasjenige, welches das Ei zuerst berührt, und zwar, wie es scheint, an einer bestimmten Stelle, am animalen Pole der polar differenzirten Eier, in der Nähe der Richtungskörperchen. Hier bildet sich bei der Berührung des Spermatozoenkopfes eine Hervorragung der äussern Protoplasmaschicht, der Empfängnisshügel, in welchen sich das Spermatozoon einbohrt. Allmählich dringt es tiefer in das Ei vor, sein Schwanz scheint mit dem Eiplasma zu verschmelzen; der Kopf (Rest des ursprünglichen Kerns) vergrössert sich etwas. Als männlicher Vorkern rückt er dem weiblichen Vorkern entgegen. Schliesslich verschmelzen beide zu einem einheitlichen Kern, dem sogenannten Furchungskern. Das Ei ist befruchtet.

Es erscheint ziemlich sicher, dass, wo die Eihüllen eine Micropyle besitzen, die Spermatozoen durch dieselbe eindringen. Wenn das erste Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, so wird die Micropyle durch

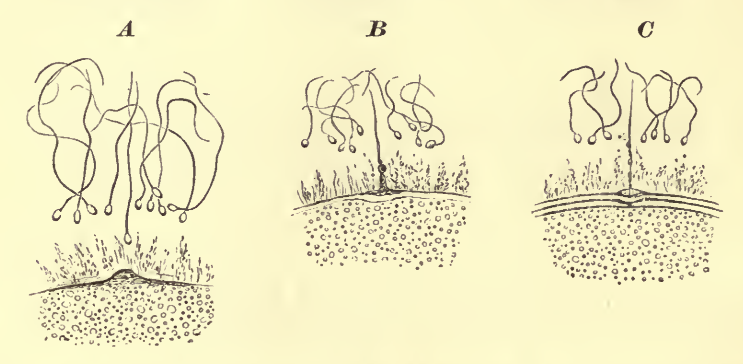


Fig. 30. **Abschnitte von Eiern von Asterias glacialis**, nach Fol (aus O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte). Von den in die Schleimhülle eingedrungenen Samenfäden trifft der eine mit dem Empfängnisshügel zusammen. Bei *C* ist die Dottermembran gebildet.

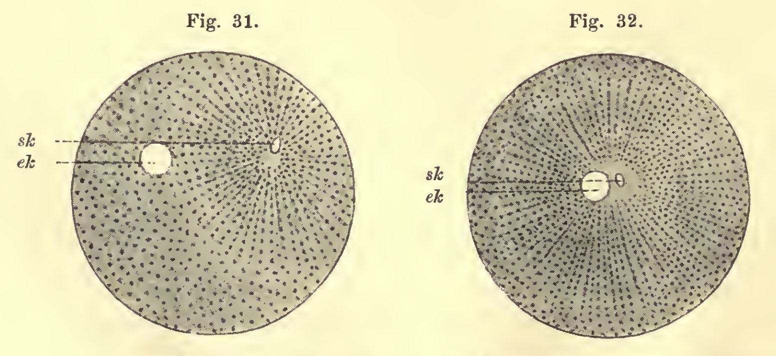


Fig. 31 und 32. **Befruchtete Eier eines Seeigels**, nach O. Hertwig. Zusammenrücken von männlichem (*sk*) und weiblichem (*ek*) Vorkern.

eine neue Ausscheidung des Eidotters verschlossen, so dass keine weiteren Spermatozoen eindringen können. In andern Fällen beginnt sich in dem Momente, wo das erste Spermatozoon eindringt, eine Membran vom Dotter des Eies abzuheben, wodurch das Eindringen weiterer Spermatozoen unmöglich gemacht wird. Auch noch andere Einrichtungen, dazu bestimmt, nur einem Spermatozoon den Eintritt ins Ei zu gestatten, sind bekannt geworden.

Anormaler Weise können zwei oder mehrere Spermatozoen in das Ei eintreten. Es können dann mehrere männliche Vorkerne mit dem weiblichen Vorkern verschmelzen. Vergleiche hierüber die Arbeiten von FOL und HERTWIG. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass Zwillings- und Drillingsbildungen etc. durch eine solche Ueberbefruchtung veranlasst werden können. Jedenfalls weicht die Entwickelung nach der Ueberbefruchtung in charakteristischer Weise von der normalen ab.

Das wesentlichste morphologische Merkmal der Befruchtung ist die Verschmelzung zweier geschlechtlich differenzirter Zellkerne, des männlichen und des weiblichen Vorkerns.

Die Befruchtung ist entweder eine innere, d. h. sie geschieht im mütterlichen Körper, oder eine äussere, d. h. Samenfäden und Eier werden aus dem elterlichen Körper entleert und treffen sich ausserhalb desselben, im Wasser. Wenigstens im erstern Falle besitzen die sich fortpflanzenden Thiere besondere Begattungsapparate.

Verschiedene Theorien über das Wesen der Befruchtung sind neuerdings aufgestellt worden, vornehmlich von BÜTSCHLI, BALFOUR, SABATIER, VAN BENEDEN, HERTWIG, WEISMANN u. a.

Litteratur.

Zusammenfassende Schriften.

Ausser **Balfour,** *Handbuch der vergleichenden Embryologie, vergl. vornehmlich:*

O. Hertwig. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 2. Auflage. Jena* 1888.

Ed. v. Beneden. *Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. cour. de l'acad. roy. de Belgique. vol. XXXIV.* 1870.

Hubert Ludwig. *Ueber die Eibildung im Thierreiche. Würzburg* 1874.

W. Waldeyer. *Eierstock und Ei. Leipzig* 1870.

Derselbe. Bau und Entwickelung der Samenfäden. Anat. Anzeiger. Jena 1887, *wo sich ausführliche Litteraturangaben finden.*

Gewebszelle und Zellgewebe.

Wir haben bis jetzt betrachtet 1) die einzelligen Organismen und 2) die Ei- und Samenzelle als Ausgangspunkte der individuellen Entwickelung aller höheren Thiere, die aus vielen Zellen zusammengesetzt sind. Wir wollen nun in ganz kurzen Zügen auf die Art und Weise eingehen, in welcher sich der Metazoenkörper aus Zellen zusammensetzt, und die verschiedenartigen Zellen betrachten, aus denen er besteht. Mit der Untersuchung der Zellen des thierischen Körpers und ihrer Verbände, der Gewebe, beschäftigt sich die Gewebelehre oder

Histologie. Wie die verschiedenartigen Zellen und complicirten Gewebe aus einfachen indifferenten Zellen hervorgehen, zeigt uns die Histogenie.

Als ersten Hauptsatz können wir den aufstellen: Alle Zellen und Gewebe des erwachsenen Thierkörpers entstehen durch fortgesetzte Theilung aus der befruchteten Eizelle. Diese Theilungserscheinungen sind dieselben, welche wir bei den einzelligen Protozoen als allgemein verbreitete, ungeschlechtliche Fortpflanzungserscheinungen kennen gelernt haben. Während aber bei den meisten Protozoen die Theilprodukte sich von einander loslösen und, der Mutterzelle gleich, ein selbständiges Leben führen, bleiben bei den Metazoen die durch successive Theilungen entstehenden Abkömmlinge der befruchteten Eizelle räumlich verbunden. Aehnliche Fälle fanden wir schon bei einigen Protozoen, wir bezeichneten sie als Fälle der Coloniebildung. Während aber dort alle Zellen der Colonie einander gleich blieben und eine jede derselben sich ganz wie ein einzelliges Protozoenindividuum verhielt, erheben sich die Zellvereinigungen der Metazoen dadurch, dass sich die einzelnen Zellen in die verschiedenen Lebensverrichtungen theilen und eine für diese Leistungen besonders günstige Gestalt und Beschaffenheit erlangen, zu festen, wohlgeordneten Staaten, in denen die Bürger (d. h. die Zellen) auf einander angewiesen sind und nicht mehr einzeln für sich existiren können.

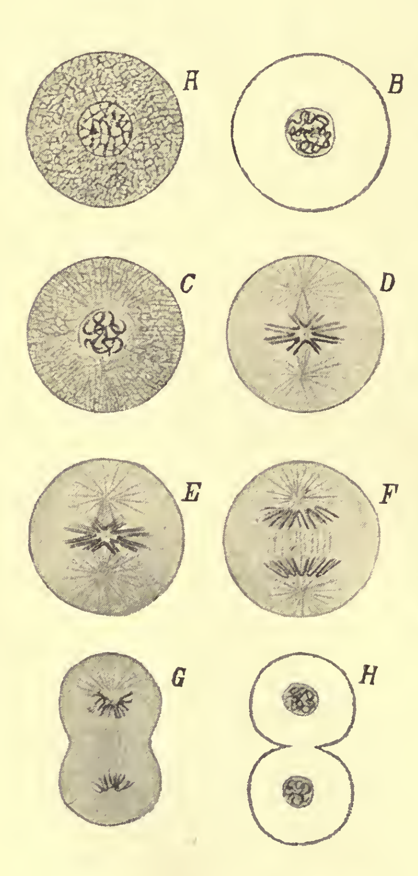


Fig. 33. *A—H* **Aufeinanderfolgende Stadien der Zelltheilung mit indirekter Kerntheilung,** schematisch.

Die Theilung der Eizelle und ihrer Abkömmlinge geschieht unter eigenthümlichen inneren Vorgängen, die hauptsächlich den Kern betreffen. Man unterscheidet die (wie es scheint seltenere) direkte Kerntheilung bei der Zelltheilung und die indirekte oder karyokinetische Kerntheilung. Die erstere, seltenere stimmt mit der schon bei Amoeba p. 12 Fig. 19 geschilderten im Wesentlichen überein. Die zweite zeigt verschiedene Modifikationen. Als typisch kann folgender Vorgang gelten (Fig. 33A—H).

[Unter den Bestandtheilen des Zellkerns unterscheidet man achromatische, d. h. solche, welche bei Behandlung mit Farbstofflösungen sich nicht oder äusserst wenig färben (Kernsaft und ein Theil der Bestandtheile des Fasergerüstes) und chromatische, welche sich stark mit Farbstoffen imbibiren. (Zu letzteren gehören die Kernkörperchen und andere Körnchen des Fasergerüstes.)]

1. Beim Beginn der Zelltheilung treten in der Nähe des Kerns an zwei einander gegenüberliegenden Stellen Attractionscentren auf, um welche herum die Protoplasmatheilchen sich strahlenförmig gruppiren (Bildung des Amphiasters). Die chromatischen Theile des Kerns ordnen sich zu einem knäuelförmig gewundenen Faden (Fig. 33 B).

2. Die Kernmembran wird undeutlich, der knäuelförmige Chromatinfaden zerfällt in mehrere schleifenförmige Stücke (Fig. 33 C).

3. Diese Stücke ordnen sich in einer Aequatorialebene zwischen den beiden Attractionscentren so an, dass ihre Schenkel nach aussen, ihre Winkel nach innen gerichtet sind. Von den Schleifen verlaufen feine achromatische Fäden zu den Attractionscentren (Fig. 33 D).

4. Die Chromatinschleifen spalten sich der Länge nach, so dass ihre Zahl sich verdoppelt (Fig. 33 E).

5. Die eine Hälfte der so entstandenen Chromatinschleifen rückt gegen das eine Attractionscentrum, die andere gegen das entgegengesetzte vor. Beide Hälften entfernen sich also von einander, zwischen ihnen sind achromatische Fäden ausgespannt (Fig. 33 F).

6. Die Chromatinschleifen jeder Seite sind ganz in die Nähe des betreffenden Attractionscentrums gerückt. Ihre Anordnung wird nun eine unregelmässige und sie verbinden sich neuerdings zu einem einzigen knäuelartig aufgewundenen Faden, um welchen herum wieder eine Kernmembran zu erkennen ist (Ruhezustand) (Fig. 33 G u. H).

Während der letzten Vorgänge tritt an der Oberfläche der Zelle in einer zwischen den Attractionscentren gelegenen Ebene eine ringförmige Furche auf, welche immer tiefer wird und schliesslich, wenn sich die beiden neuen Kerne reconstruirt haben, die Zelle in zwei Hälften, jede mit einem neuen Kern, zerlegt.

Die durch successive Theilung aus dem Ei hervorgehenden Zellen des thierischen Körpers bilden sich in verschiedener Weise aus, doch so, dass immer eine Mehrzahl derselben in einer bestimmten Weise mit einander zu sogenannten Geweben vereinigt bleibt. Man unterscheidet 4 Hauptarten solcher Gewebe:

1. das Oberflächen- oder Epithelgewebe,
2. das Connectivgewebe,
3. das Nervengewebe,
4. das Muskelgewebe.

I. Das Epithelgewebe

ist der einfachste und, wie die vergleichende Histologie und Histogenie lehrt, ursprünglichste Verband, zu welchem Zellen zusammentreten. Man kann es deshalb mit Fug und Recht als Primitivgewebe bezeichnen, aus dem alle andern Gewebe hervorgegangen sind. Schon bei Protozoen kommen epithelähnliche Vereinigungen von Zellen vor, so z. B. bei Volvox, wo die Individuen (Zellen) der Colonie zu einer Schicht nebeneinandergelagert sind, welche wie ein Kugelmantel einen centralen Hohlraum umschliesst. Eine solche Form ist bei vielen Metazoen das unmittelbare Resultat der ersten Theilungen des Eies, sie wird hier als Blastula bezeichnet. Der Charakter des Epithels besteht in der regelmässigen Nebeneinanderlagerung von Zellen zu flächenhaft ausgebreiteten Membranen. Diese überziehen die äusseren und inneren Oberflächen der Thiere. Die Zellen eines Epithels liegen entweder in einer einzigen Lage neben

einander (einschichtiges Epithel), oder es liegen mehrere Lagen von Epithelzellen über einander (mehrschichtiges Epithel). Je nach der Form der einzelnen, das Epithel bildenden Zellen unterscheidet man verschiedene Arten desselben. So spricht man von Plattenepithel, wenn die Zellen flach; von Cylinderepithel, wenn die Zellen cylindrisch sind u. s. w. Die Epithelzellen scheiden gewöhnlich nach aussen eine bald dünnere, bald dickere, oft erhärtende, chemisch und physikalisch sich sehr verschieden verhaltende Schicht aus, welche als Cuticula das Epithel überzieht.

Im einfachsten Falle besitzt jede Epithelzelle so ziemlich alle Eigenschaften eines Protozoon. Bald aber tritt Arbeitstheilung ein, so dass die Epithelzellen in gewisser Ausbreitung nur bestimmte Funktionen übernehmen. In einem einfachen Zustand, der uns bei gewissen niederen Metazoen, z. B. der Hydra, entgegentritt, und der auch von vielen höheren Metazoen in der individuellen Entwickelung durchlaufen wird (Gastrula), besteht die Wand des schlauchförmigen Körpers aus zwei aneinanderliegenden Epithelien, einem äusseren (ectodermales Epithel) und einem inneren (entodermales Epithel), welches letztere die centrale Höhle des Schlauches (Darmhöhle) umgrenzt. Beide gehen an der Oeffnung des Schlauches (Mund) in einander über. Zwischen den Zellen des inneren Epithels und denen des äusseren Epithels ist eine gewisse, nicht sehr scharf durchgeführte Arbeitstheilung eingetreten. Die des äusseren Epithels erscheinen — in Uebereinstimmung mit ihrer Lage — besonders zur Vermittelung der Beziehungen zwischen dem Thierkörper und der Aussenwelt, ferner zur Locomotion, zur Bewegung befähigt; die des inneren mehr zur Nahrungsaufnahme und Verdauung der in die Darmhöhle aufgenommenen Nahrungsstoffe. Dem entsprechend treten auch Unterschiede im Bau und in der Gestalt der Zellen der beiden Epithelien auf. Je mehr wir uns im Thierreich zu den höheren Thieren erheben, um so schärfer und weitgehender wird die Arbeitstheilung. Die Epithelien bestehen nicht mehr aus gleichartigen Zellen, sondern die Zellen einer Epithelstrecke sind selbst wieder entsprechend den verschiedenartigen Funktionen, die sie übernommen haben, verschiedenartig ausgebildet.

Es ist sehr lehrreich, die Einrichtungen, durch welche verschiedene Zellen (zunächst Epithelzellen) der Metazoen an ganz bestimmte Verrichtungen angepasst erscheinen, mit den Einrichtungen zu vergleichen, die wir bei den Protozoen beschrieben haben. Bei den letzteren sind es im complicirtesten Falle verschiedene Theile einer und derselben Zelle, welche zur Ausübung bestimmter Funktionen besonders befähigt erscheinen. Bei den Metazoen aber wird bei den Gewebszellen eine der verschiedenen Einrichtungen eines complicirten einzelligen Urthiers zur Haupteinrichtung, welche alle oder die meisten andern zurückdrängt oder zum völligen Verschwinden bringt und so die betreffende Zelle nur zur Ausübung einer ganz bestimmten Funktion befähigt. Wir finden bei den Protozoen als Einrichtungen zur Bewegung, zur Nahrungsaufnahme und Respiration Wimperhaare, Geisselfäden u. s. w. Auf den Epithelzellen der Metazoen finden wir nun solche Einrichtungen sehr häufig in den Vordergrund der Zellbestandtheile gedrängt. Entweder sind alle Zellen eines Epithels mit Flimmerhaaren bedeckt, dann spricht man von einem Flimmer- oder Wimperepithel, oder nur einzelne Gruppen von Zellen oder einzelne Zellen. Die Cilien einer Zelle können ersetzt werden durch ein Geisselhaar, z. B. im Entoderm der Schwämme.

Dann bezeichnet man die betreffenden Epithelzellen als Geisselzellen, die oft sehr an einzellige Choanoflagellaten erinnern.

Diese Flimmerhaare und Geisseln dienen bei den Metazoen, wie bei den Protozoen, sehr verschiedenen Zwecken.

1. Sie bewerkstelligen die Locomotion bei im Wasser lebenden Metazoen von geringer Grösse (Flimmerhaare des Körperepithels einiger Rhabdocoeliden, Wimperplättchen der Ctenophoren, Wimpern des Räderorgans einiger Räderthiere), vornehmlich aber bei im Wasser frei herumschwimmenden Jugendstadien von Metazoen (allgemeine Bewimperung mancher Larven, Wimperkränze und -Schnüre der Plathelminthen-, Wurm-, Mollusken- und Echinodermenlarven).

2. Sie dienen zum Herbeistrudeln der Nahrung, indem sie die Mundöffnung umstellen. Beispiel: Rotatorien.

3. Sie dienen dazu, an den verdauenden Epithelien immer neue verdauliche Stoffe vorbeizuführen; bei vielen sorgen sie zugleich für beständige Erneuerung des Wassers und der in ihm suspendirten Nahrungsmittel im Darme. Darmathmung. Wimperepithelien des Darmkanals.

4. Sie dienen dazu, immer neues sauerstoffhaltiges Wasser mit Epithelien in Berührung zu bringen. Athmung. Wimperepithelien der Kiemen.

Fig. 34. **Verschiedene Formen von Epithelien.** *a* **Wimperepithel;** *b* **Cylinderepithel** im Profil; *d* von der Fläche; *c* **Plattenepithel;** *e* dasselbe von der Fläche; *f* **Epithel von Kragenzellen mit Geisselhaaren** (aus dem Entoderm eines Schwammes); *g* **Geisselepithel;** *h* **Epithel von Darmzellen mit amöboiden Fortsätzen;** *i* **mehrschichtiges Epithel;** *k* **Körperepithel einer Meeresplanarie mit Pigmentzellen, Stäbchenzellen** und unter das Epithel verlagerten **Drüsenzellen.**

5. Indem sie die nämliche Leistung an bestimmten Stellen der Epithelien verrichten, an welche sensible Nerven herantreten, stellen sie sich in den Dienst besonderer Sinnesfunktionen. Wimpergrübchen, Geruchsgrübchen.

Sehr viele Protozoen bedienen sich zur Bewegung, Nahrungsaufnahme und vielleicht auch zu Zwecken der Athmung der Pseudopodien und amöboiden Fortsätze. Bei sehr vielen Metazoen ist die Aufnahme von Nahrungspartikeln in das Innere von Darmepithelzellen durch Aus-

senden von pseudopodienartigen oder amöboiden Fortsätzen eine wichtige Funktion dieser ausschliesslich im Dienste der Ernährung stehenden Zellen. Bei vielen niederen Metazoen ist der amöboide Charakter einiger oder aller Darmepithelzellen so ausgesprochen, dass sie sich aus dem Verbande der Epithelzellen loslösen und als selbständige Zellen im Darmlumen herumtreiben können.

Den contractilen Vacuolen vieler Protozoen ähnliche Gebilde sind in den sogenannten Excretionszellen von Turbellarien nachgewiesen. In ihrem Plasma und dem ihrer Ausläufer sammeln sich kleine Tröpfchen an (Produkte des Stoffwechsels), diese können zu einem grössern Tropfen (Vacuole) verschmelzen. Der Tropfen wird in das Lumen der Zelle entleert und von da durch die Excretionskanäle nach aussen befördert. — Bei gewissen Protozoen erzeugt das Ectoplasma Nesselkapseln. Bei den meisten Coelenteraten ist die Erzeugung je einer solchen Nesselkapsel die Hauptleistung sehr vieler Ectodermzellen, der sogenannten Nesselzellen, die sonst für den Organismus keine andere Arbeit verrichten.

Wie bei den Protozoen sehr häufig durch Ausscheidung einer resistenten äussern Hülle, einer Membran oder Schale für den Schutz des einzelligen Organismus gesorgt wird, sorgen auch bei den Metazoen Epithelzellen, und natürlich besonders Zellen des äussern Körperepithels, durch Bildung äusserer Cuticularmembranen für einen Schutz des Körpers, für eine Bedeckung desselben. Solche Cuticularbildungen entstehen, indem die Ausscheidungen der verschiedenen Zellen oder Umwandlungsprodukte des Protoplasmas derselben zu einer Schicht verschmelzen. Sie können chemisch und physikalisch sehr verschiedenartig sein und stehen zu den sie erzeugenden Epithelzellen in einem ganz ähnlichen Verhältniss wie die Drüsensecrete zu den sie ausscheidenden Drüsenzellen. Zu ihnen gehören die mitunter durch Einlagerung von Kalksalzen zu steinharten Panzern erhärtenden Chitinhäute der Ringelwürmer und Arthropoden, welche von dem darunter liegenden Epithel (Hypodermis) ausgeschieden werden.

Die Cuticula ist sehr häufig von feinen, senkrecht stehenden Poren durchbohrt, welche wahrscheinlich dadurch zu Stande kommen, dass bei der Absonderung der Cuticula das Zellprotoplasma durch feine Fortsätze mit der Cuticularoberfläche in Verbindung bleibt. Eine zarte Cuticula kann auch beim Wimperepithel vorkommen, dann treten die Cilien durch solche Poren hindurch nach aussen hervor.

Es giebt aber bei den Metazoen eine Reihe von Zellen mit besonderen Einrichtungen und Funktionen, die wir bei den Protozoen vermissen. Die Zusammensetzung aus einer grossen Anzahl von Zellen, die sich den mannigfaltigsten Verrichtungen anpassen können, bietet eben ungleich günstigere Bedingungen für eine weitgehende Arbeitstheilung, als sie von einem einzelligen Organismus dargeboten werden. Im Epithel haben wir zunächst die verschiedensten Drüsenzellen. Zellen, die sich auch wieder durch bestimmte Eigenthümlichkeiten in Form und Structur auszeichnen, besitzen ein Plasma, welches befähigt ist, die ihm vom Körper gelieferten Nährsubstanzen in verschiedenartige Secretionsstoffe umzuwandeln, oder sie nehmen aus dem Körper überflüssige oder verbrauchte Stoffe auf, die sie selbst wieder nach aussen befördern. Darmdrüsen scheiden Secrete ab, welche ungelöste Nahrungsmittel in einen löslichen, verdaulichen Zustand überführen. Hautdrüsen sondern Schleim oder andere Substanzen ab u. s. w. u. s. w.

Wenn Drüsenzellen vereinzelt bleiben, so stellen sie einzellige

Drüsen dar; treten viele zu einem Complexe zusammen, so spricht man von vielzelligen Drüsen.

A. Die einzelligen Drüsen. Im einfachsten Falle ist es eine Epithelzelle, die höchstens durch besondere Grösse, oft durch eine schlauchförmige oder birnförmige Gestalt ausgezeichnet ist. Der Kern liegt am basalen, der freien Oberfläche des Epithels abgewandten Ende der Zelle. Das Secret sammelt sich in der Zelle an und wird in derselben gegen die Oberfläche vorgeschoben. Wo eine Cuticula entwickelt ist, zeigt sie häufig über der Drüsenzelle eine Durchbrechung, einen Porus zur Entleerung des Secretes (Fig. 35 A).

Häufig treten einzellige Drüsen mit dem grössten Theil ihres Drüsenleibs aus dem Epithel aus und lagern sich in dem darunter liegenden Gewebe. Sie dringen dann nur noch mit einem dünnen Fortsatz, dem Ausführungsgang, zwischen die Epithelzellen ein (Fig. 35 B).

B. Vielzellige Drüsen. In Epithelien bestehen oft grössere oder kleinere Strecken ausschliesslich oder zum grössten Theil aus Drüsenzellen (Fig. 35 C). Solche Strecken senken sich dann meist in das Epithel ein, so dass ein drüsiges Epithelsäckchen zu Stande kommt, in dessen Höhlung das Secret entleert wird (Fig. 35 D, E). Derartige Säckchen können sich selbst wieder mannigfaltig verästeln (Fig. 35 G). Der drüsige Theil beschränkt sich dann häufig auf die blinden, oft erweiterten Enden der Säckchen, während der übrige Abschnitt als Ausführungsgang fungirt. In Drüsensäckchen können selbst wieder Drüsenzellen sich unter das Epithel einsenken und mit demselben nur durch ihren Ausführungsgang in Communication stehen (Fig. 35 F).

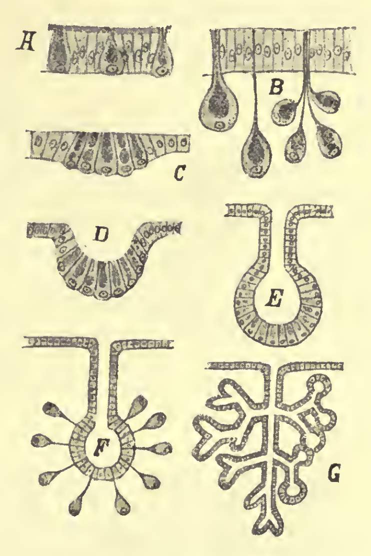


Fig. 35. *A—G* Verschiedene Formen von Drüsen.

Es liegt in der Natur der Sache, dass bestimmte Zellen des den Körper aussen umhüllenden Epithels die Funktion übernehmen, die Beziehungen zwischen dem Körper und der Aussenwelt zu vermitteln, Eindrücke von aussen zu erhalten und dem Körper mitzutheilen. Solche Epithelzellen nennt man Sinneszellen. Sie können entweder vereinzelt vorkommen oder Sinnesepithelien bilden. Ursprünglich sind sie wohl wenig differenzirt, sehr indifferent, zur Aufnahme der verschiedensten Eindrücke befähigt. Doch tritt mit wachsender Vervollkommnung der Organismen auch hier Arbeitstheilung ein. Bestimmte Sinneszellen erscheinen nur für die Perception ganz bestimmter Qualitäten von Einwirkungen befähigt. Sie treten im Verein mit andern Gewebselementen zu specifischen Sinnesorganen zusammen, welche entweder Tast- oder Gehör-, Gesichts-, Geruchs-, Geschmackswahrnehmungen vermitteln. Die Sinneszellen werden uns später noch beschäftigen.

Epithelzellen können dadurch, dass sich in ihrem Protoplasma Pigmentstoffe ablagern, zu Pigmentzellen werden, die zur Er-

zeugung der äusseren Färbung der Thiere nicht unwesentlich beitragen. In bestimmten Sinneszellen abgelagert, dient das Pigment zur Absorption von Licht- und Wärmestrahlen und steht so im Dienste der Licht-, Farbe- und Wärmeempfindung.

Oft übernehmen bestimmte Epithelzellen die Funktion, ihren Genossen als Stütze zu dienen. Sie bilden, mit einander verschmelzend, ein maschiges Gewebe, das interstitielle Gewebe, das sich zu den übrigen Epithelzellen verhält, wie in einer Mauer der Mörtel zu den Bausteinen.

Dadurch, dass das Plasma benachbarter Epithelzellen verschmilzt; auch wohl dadurch, dass sich im Epithel nur die Kerne, nicht das dazu gehörige Protoplasma theilt, entstehen Protoplasmamassen mit eingestreuten Kernen. In diesen Massen lassen sich keine Zellgrenzen unterscheiden. Sie werden als Syncytien bezeichnet.

Die Epithelzellen liegen nicht immer dicht aneinander; bisweilen sind sie durch klare, saftführende Intercellularräume oder durch Intercellularsubstanzen getrennt, bleiben aber dann durch feinste, diese Intercellularräume durchsetzende Protoplasmafortsätze in Zusammenhang.

II. Das Connectivgewebe.

Unter diesem Namen fasst man eine ganze grosse Reihe von Gewebsformen zusammen, die eine recht verschiedene Entstehung, verschiedenartigen Bau und verschiedene Funktionen besitzen können. Sie nehmen ihren Ursprung entweder mittel- oder unmittelbar aus dem Epithel. Ihre Aufgabe ist im Wesentlichen, verschiedene Körpertheile und Organe mit einander zu verbinden, oder ihnen dadurch, dass sie einen bedeutenden Grad von Festigkeit erhalten, als Stütze zu dienen. Wir theilen die Connectivgewebe nach einem wichtigen Unterschied in ihrer Entstehung zunächst in 2 Hauptgruppen ein.

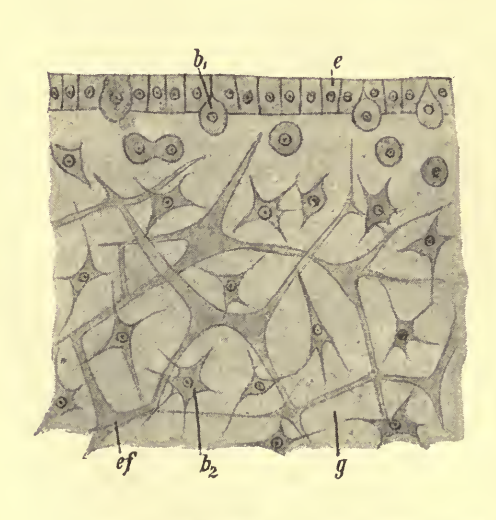


Fig. 36. **Secretgewebe einer Scyphomeduse,** schematisch. *e* Epithel, *g* Gallerte, b_1 in die Gallerte übertretende Epithelzellen, b_2 verästelte Zellen in der Gallerte, *ef* elastische Fasern.

I. Das **Secretgewebe** (Fig. 36) nimmt seinen Ursprung direkt aus einem Epithel. Hierher z. B. das Gallertgewebe der Medusen und Ctenophoren. Zwischen dem innern, den Darm auskleidenden, und dem äussern, die Oberfläche des Körpers überziehenden Epithel wird eine homogene, stark wasserhaltige Gallerte vom Epithel aus ausgeschieden. Epithelzellen treten aus ihrem Verband aus und in die Gallerte ein, wo sie eine verschiedenartige Gestalt annehmen. Bald werden sie zu spindelförmigen, bald zu stark verästelten Zellen, die mit ihren Ausläufern unter einander zusammen-

hängen, bald zu elastischen Fasern. Mitunter sind solche Zellen amöboid beweglich. Sie können sogar zu contractilen Muskelzellen werden.

II. Das **Bindegewebe** entsteht nicht mehr direkt aus dem Epithel. In frühen Entwickelungsstadien der Thiere senken sich kleinere oder grössere Gruppen von Zellen aus Epithelien unter dieselben in die Tiefe, vermehren sich durch Theilung und liefern so die eigentlichen Bildungszellen des Bindegewebes. Dieses füllt die Lücken zwischen den übrigen Organen und Geweben des Körpers aus, oder bildet Säulen, Stränge, Platten und verschieden geformte Stützmassen. Oft legt es sich membranartig an andere Organe und Gewebe an oder um Hohlräume herum. Solche flächenartige Ausbreitungen können sogar wieder den Charakter von Epithelien annehmen.

Im Bindegewebe unterscheiden wir wieder 2 Haupttypen.

A. Die Bindegewebszellen liegen dicht aneinander und bilden keine Intercellular- oder Bindesubstanz.

Das blasige Bindegewebe (Fig. 37). In den Bindegewebszellen treten mit Flüssigkeit gefüllte Vacuolen auf, welche, immer grösser werdend, ein blasenförmiges Anschwellen der Zellen bedingen. Das Protoplasma beschränkt sich dann häufig auf eine dünne die Vacuole umhüllende Schicht, die mit den benachbarten Zellen verschmelzen kann. Nur um die Kerne herum finden sich meist noch kleine Protoplasmahöfe.

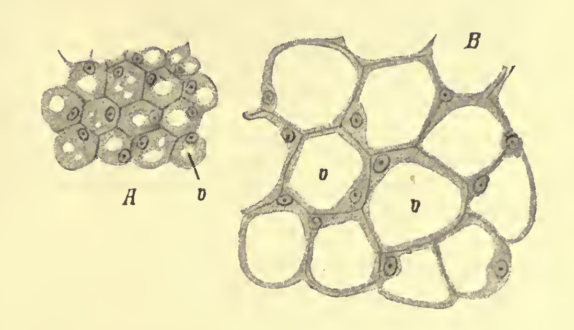


Fig. 37. *A* Jüngeres, *B* älteres blasiges Bindegewebe eines Plathelminthen. *v* Vacuolen.

Das blasige Bindegewebe (Beispiel: Körperparenchym mancher Plathelminthen) geht in das reticuläre Bindegewebe über, wenn die mit Flüssigkeit erfüllten Räume benachbarter Zellen in geringerer oder grösserer Ausdehnung mit einander verschmelzen. Dann bekommt das Gefüge der Bindegewebszellen den Charakter eines schwammigen Netzwerks mit eingelagerten Kernen und die intracellulär entstandene Flüssigkeit wird in gewissem Sinne intercellulär (reticuläres Bindegewebe mancher Plathelminthen). Beim Fettgewebe (Fig. 38) entstehen im Protoplasma der Zellen grössere oder kleinere Fetttropfen. Beim Pigmentgewebe lagern sich im Protoplasma Farbstoffe ab.

B. Die Bildungszellen des Bindegewebes erzeugen nach aussen eine Substanz, die Intercellularsubstanz, in die sie selbst eingebettet zu liegen kommen. Diese Substanz wird entweder vom Protoplasma der Zellen abgesondert, oder sie ist ein Umwandlungsprodukt der äussern Plasmaschichten selbst.

Mag die Intercellularsubstanz auch noch so mächtig entwickelt sein, fast immer wird dieselbe, was neuere Untersuchungen höchst wahrscheinlich machen, von feinsten Ausläufern der Bindegewebszellen durchsetzt, durch welche diese unter sich in organische Verbindung treten. Sie wird ferner häufig von verschiedenartigen Spalträumen durchbrochen.

Das zellig-blasige Bindegewebe geht aus dem blasigen Bindegewebe der vorhergehenden Categorie dadurch hervor, dass die Zellen nach aussen eine Membran oder Cuticula ausscheiden, vermittelst deren sie unter einander zusammenhängen, z. B. Chorda dorsalis (Fig. 39).

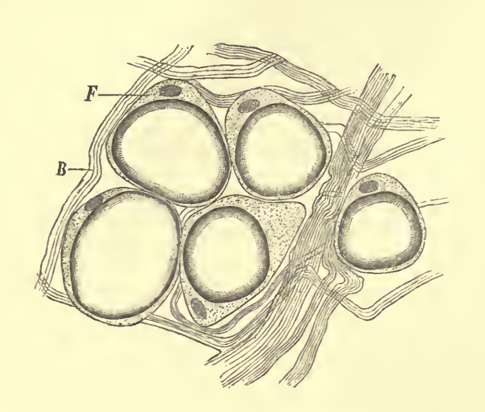


Fig. 38. **Fettgewebe,** nach Ranvier (aus Claus, Lehrbuch der Zoologie). *F* Fettzellen, *B* Bindegewebsfibrillen.

Es giebt Arten von zelligem Bindegewebe, bei denen die Zellen nicht die Blasenform annehmen, sondern compakt und meist rundlich bleiben. Die Intercellularsubstanz ist im Vergleich zu den Zellen wenig beträchtlich. Nimmt sie an Masse zu, so geht das Bindegewebe in die nächstfolgende Form über.

Beim faserigen Bindegewebe ist die Intercellularsubstanz beträchtlich. Sie giebt beim Kochen Leim. Sie ist in Fasern differenzirt, die, oft zu Bündeln vereint, die verschiedenste Anordnung zeigen können. Oft verlaufen sie parallel in einer Richtung, oft durchkreuzen sie sich oder verästeln sich und anastomosiren mit einander. Die Bindegewebszellen bleiben selten rundlich; meist nehmen sie eine länglich-spindelförmige oder verästelte Ge-

Fig. 39. Fig. 40.

Fig. 39. **Chordagewebe,** nach Leydig.
Fig. 40. **Reticuläres Bindegewebe,** nach Gegenbaur.

stalt an. In letzterem Falle kommt wieder eine Art reticulären Bindegewebes zu Stande. Oft differenziren sich die Fortsätze der Zellen selbst zu Fasern, die sich zu den aus der Intercellularsubstanz

Fig. 41.



Fig. 42.

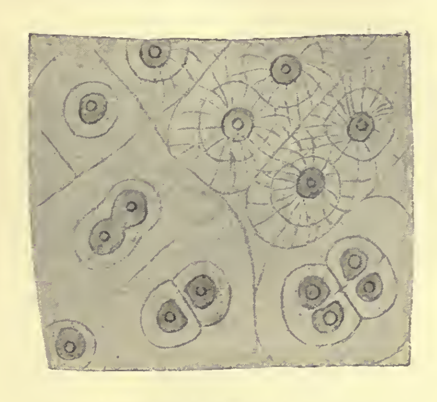


Fig. 41. **Sehnengewebe**, aus dem Längsschnitt einer Sehne, nach GEGENBAUR.

Fig. 42. **Hyaliner Knorpel**. Rechts oben sind die die Knorpelzellen verbindenden Protoplasmafäden dargestellt.

Fig. 43.



Fig. 44.

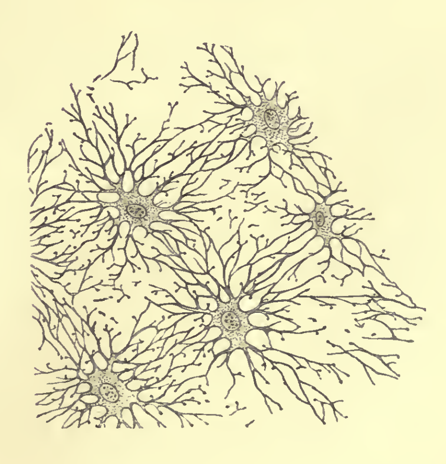


Fig. 43. **Faserknorpel**, nach CLAUS.

Fig. 44. **Knochenzellen**, nach GEGENBAUR.

gebildeten hinzugesellen. — Das faserige Bindegewebe kann eine mehr lockere, oder eine mehr straffe Beschaffenheit (z. B. im Sehnengewebe, Fig. 41) haben. Die Fasern quellen bei Behandlung mit Säuren oder Alcalien. Sind sie elastisch, netzförmig verbunden und quellen sie unter dem Einflusse von Säuren oder Alcalien nicht, so haben wir das elastische Bindegewebe vor uns.

Die Bindegewebszellen können durch Einlagerung von Farbstoffen zu Pigmentzellen werden.

Das Knorpelgewebe veranschaulicht sehr schön den Bau und die Entstehung eines echten Bindegewebes. Die Zellen bleiben meist rundlich. Sie scheiden eine durch eigenes Wachsthum immer dicker und mächtiger werdende Membran aus, welche schliesslich mit derjenigen benachbarter Zellen verschmilzt und eine ziemlich feste Intercellularsubstanz, die Knorpelsubstanz, bildet, welche beim Kochen Chondrin giebt. Die Knorpelzellen fahren fort sich zu theilen; die Tochterzellen umgeben sich selbst wieder mit Membranen. Bisweilen lassen sich noch die Membranen mehrerer Generationen unterscheiden, um so weniger deutlich freilich, je älter sie sind (Fig. 42).

Ist die Knorpelsubstanz homogen, structurlos, so haben wir den hyalinen Knorpel, ist sie faserig, so spricht man von Faserknorpel. Auch beim Knorpelgewebe scheint die Intercellularsubstanz von allerfeinsten Fortsätzen der Knorpelzellen durchzogen zu werden, die wahrscheinlich schon bei der Ausscheidung der ersten Membran vorhanden waren. Durch Auftreten von Kalksalzen in der knorpeligen Intercellularsubstanz entsteht der verkalkte Knorpel.

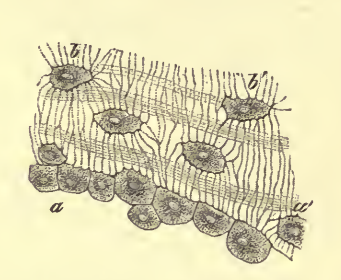


Fig. 45. **Knochengewebe.** *a* Osteoblasten; *b* Knochenzellen. Nach GEGENBAUR.

Das Knorpelgewebe wird vermöge seiner festen Beschaffenheit bei Wirbelthieren und einigen Wirbellosen als Stützgewebe verwandt.

Das Knochengewebe bildet das Stützgewebe der Wirbelthiere par excellence. Die Intercellular- oder Knochensubstanz erscheint durch eine Verbindung von Kalksalzen mit der durch Kochen leimgebenden, bei Behandlung mit Säuren zurückbleibenden Grundsubstanz steinhart. In ihm finden sich zerstreut, zu parallelen, häufig concentrisch um Hohlräume gestellten Lagen angeordnet die überaus reichlich verästelten und mit ihren Ausläufern zusammenhängenden zelligen Elemente (Knochenzellen) (Fig. 44). Das Knochengewebe entsteht aus zu Strängen oder flächenartig ausgebreiteten Lagen angeordneten, indifferenten Bindegewebszellen, die als Bildungszellen oder Osteoblasten (Fig. 45 a) des Knochengewebes fungiren. Sie erzeugen nach einer Seite, häufig gegen Knorpelmassen hin, die sie verdrängen und an deren Stelle sie treten, Knochensubstanz, indem sie zugleich Fortsätze bilden, die in der Knochensubstanz erhalten bleiben. Indem immer neue Massen von Knochensubstanz von den Osteoblasten aus gebildet werden, rückt ein Theil der letztern ganz in die Knochensubstanz hinein und wird zu den Knochenzellen.

Nahe verwandt mit dem Knochengewebe ist das Zahnbeingewebe oder Dentin. Hier treten die Bildungszellen (Odontoblasten) nicht in die von ihnen ausgeschiedene Zahnbeinsubstanz ein; sie verharren vielmehr alle an deren Basis, senden jedoch zahlreiche feine, sich verästelnde, parallel verlaufende Fortsätze (Fasern) in sie hinein, die in ebenso vielen Kanälchen derselben liegen. Die Fasern stehen mit einander durch feine Anastomosen in Verbindung.

Das Knochengewebe zeigt, wie aus dem Vorstehenden erhellt, in seiner Genese viel Aehnlichkeit mit dem Secretgewebe. Das Dentin mit epithelialen Cuticularbildungen.

Die in einer Blut-, Lymph- oder Leibeshöhlenflüssigkeit schwimmenden Blut- und Lymphzellen der Thiere entstehen anfangs aus Bindegewebszellen. Man hat das Blut auch als ein flüssiges Bindegewebe bezeichnet, wobei die Blutflüssigkeit einer Intercellularsubstanz, die Blutkörperchen den Bindegewebszellen entsprechen würden. Lymphkörperchen zeigen häufig amöboide Beweglichkeit und sind im Stande, festere Stoffe in sich aufzunehmen (z. B. Produkte der Excretion, Nahrungsstoffe, Eiterungsprodukte, Fremdkörper).

III. Das Muskelgewebe und IV. das Nervengewebe.

Die Elemente dieser beiden Gewebsformen gehen ebenfalls ursprünglich aus Epithelzellen hervor. Beide Gewebe treten gleichzeitig im Thierreich auf und sind in ihrem Vorkommen auf einander angewiesen. In seiner einfachsten Form tritt uns das **Neuro-Muskelgewebe** bei niederen Coelenteraten (z. B. Hydra) entgegen. Hier finden sich im äusseren Epithel Zellen, die nach innen in Fortsätze übergehen, welche dicht unterhalb des Epithels eine Schicht von Fasern bilden. Diese Fasern sind contractil und stellen Muskelfortsätze der Epithelzelle dar. Letztere, welche den Kern birgt, nimmt mit ihren Genossen an der Begrenzung der Oberfläche des Körpers Theil. Sie vermittelt die Beziehungen zur Aussenwelt, indem sie zur Aufnahme äusserer Eindrücke befähigt sein dürfte. Der durch solche Eindrücke erzeugte Reiz wird durch das Plasma der Zelle auf die Muskelfortsätze übertragen, die auf den Reiz hin sich contrahiren. Die Zellen mit ihren Fortsätzen werden dem entsprechend als Neuromuskelzellen gedeutet. In ihnen ist die Hauptfunktion des Nerven- und Muskelgewebes in allgemeinster indifferentester Weise auf zwei verschiedene Theile einer und derselben Zelle localisirt. In Folge der innigen Verbindung der Zellenleiber der Neuromuskelzellen dürfte ein local erzeugter Reiz von einer oder mehreren Zellen auf die benachbarten und dadurch auf die Muskelfortsätze derselben übergeleitet werden. Das Princip der Arbeitstheilung liefert auch hier wieder den Schlüssel zum Verständniss der weiteren Differenzirungen des Neuromuskelgewebes. Ein Theil der Neuromuskelzellen übernimmt vorwiegend die Funktion der Contractilität; der grösste Theil ihres Protoplasmas differenzirt sich in contractile Substanz; ein anderer Theil der Neuromuskelzellen, mit den erstern in inniger organischer Verbindung bleibend, übernimmt die Funktionen der Aufnahme äusserer

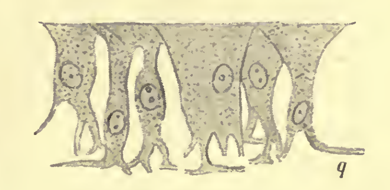


Fig. 46. **Neuromuskelzellen von Hydra**, nach KLEINENBERG. *q* Muskelfortsätze derselben.

Eindrücke, der Umwandlung derselben in Sensationen und der Weiterleitung der Reize auf die musculösen Elemente.

Dem entsprechend tritt das **Muskelgewebe** in seiner einfachsten Form auf als ein System von Epithelmuskelzellen (Fig. 47 a). Es sind Zellen, welche noch im Epithel liegen, aber nicht mehr an der Begrenzung der Körperoberfläche theilnehmen. Nach innen zu bilden sie muskulöse Fortsätze, welche unter dem Epithel verlaufen. Von Neuromuskelzellen unterscheiden sie sich dadurch, dass ihre Hauptfunktion die der Contractilität ist, dass ihr Zellenleib nicht mehr als Neuraltheil funktionirt. Dieser Zellenleib erscheint dann nur noch als ein Rest der ursprünglichen Bildungssubstanz der Fasern; er liegt in der Tiefe zwischen die übrigen Epithelzellen eingekeilt. So wird eine Neuromuskelzelle zu einer epithelialen Muskelfaser mit anliegendem, den Kern bergendem Protoplasmakörper. Von hier bis zu den subepithelialen Muskelfasern (Fig. 47 b) ist ein kleiner Schritt.

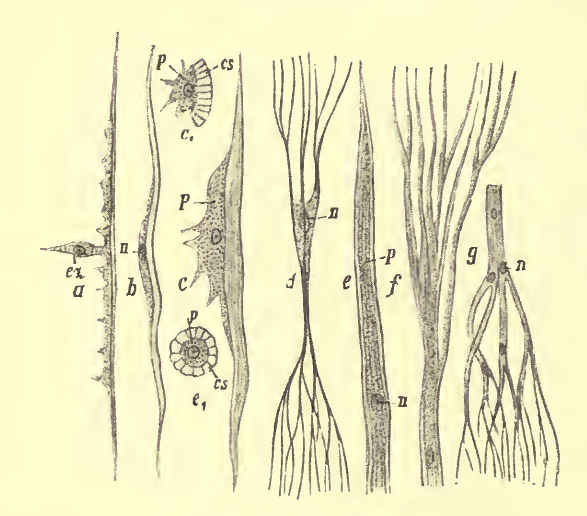


Fig. 47. Muskelfasern. *a* Epithelmuskelzelle (*ez*) mit Faser; *b* subepitheliale Muskelfaser mit anliegendem Protoplasmakörper; beide von Cnidarien. *c* Längs-Muskelfaser eines Nematoden; c_1 dieselbe im Querschnitt, *e* einer Hirudinee, e_1 dieselbe im Querschnitt. *d* dorsoventrale Muskelfaser einer Meeresplanarie; *f* dieselbe von einer Hirudinee. *g* verästelte Muskelfaser aus der Gallerte einer Ctenophore. *p* Protoplasma, oder bei *e* und e_1 Marksubstanz, *cs* contractile Substanz, *n* Kern.

Diese liegen nicht mehr in, sondern unter dem Epithel. Sie bestehen aus einer contractilen Faser, welche in ihrer ganzen Länge auf der dem Epithel angrenzenden Seite einen spärlichen Belag von Protoplasma trägt.

In andern Fällen, z. B. bei Ctenophoren, können Epithelzellen aus ihrem Verbande austreten und in die unter dem Epithel ausgeschiedene Gallerte eintreten. Hier wachsen sie zu häufig an beiden Enden verästelten Fasern aus (Fig. 47 g), deren Protoplasma sich zu einer contractilen Substanz umwandelt. Solche Fasern werden als mesenchymatöse Muskelzellen den epithelialen Muskelzellen gegenüber gestellt.

Die vorstehenden Differenzirungen des Muskelgewebes zeigen sich innerhalb der Abtheilung der Cnidarien. Verschiedene Formen von Muskelelementen können hier bei einem und demselben Thier zugleich vorkommen.

Wenn auch durchaus nicht ausgeschlossen ist, dass die Muskelfasern auf gewisse direkte Reize durch Contractionen zu reagiren vermögen, so ist doch im Allgemeinen für die Muskelfasern charakteristisch, dass

sie nur auf durch Nervenelemente übermittelte Reize hin sich contrahiren.

Im Allgemeinen unterscheidet man bei den Thieren zwei Haupttypen von Muskelfasern: 1. die glatten und 2. die quergestreiften.

Die glatten Muskelfasern sind fast immer einfache Muskelzellen. Eine einzige Zelle betheiligt sich an der Bildung derselben. Die contractile Substanz wird von der Zelle entweder einseitig erzeugt, so dass sie selbst mit dem Kern der Faser an einer Seite äusserlich als Muskelkörperchen angelagert erscheint (Fig. 47 c, c_1). Oder es differenzirt sich die contractile Substanz an der ganzen Oberfläche der Bildungszelle, dann kommen röhrenförmige Muskelfasern zu Stande (Fig. 47 e, e_1). An diesen unterscheidet man die äussere contractile Rindenschicht von der centralen, den Kern enthaltende Marksubstanz, welche die Achse der Muskelfaser ausfüllt und den mehr oder weniger unveränderten Rest des Protoplasmas der Bildungszelle darstellt. Die contractile Substanz der glatten Muskelfasern erscheint oft längsgestreift und lässt sich dann unter Einwirkung geeigneter Reagentien in feine Längsfibrillen auflösen, welche eben diese Längsstreifung hervorbringen. Die glatten Muskelfasern sind hauptsächlich in den Fällen, wo sie einen isolirten Verlauf nehmen, häufig an einem oder beiden Enden verästelt (Fig. 47 d, f). Zu ihnen müssen auch die oben beschriebenen Muskelfasern der Coelenteraten gerechnet werden.

Die quergestreiften Muskeln. Diese gelten als die physiologisch leistungsfähigsten Muskelemente. Schon bei Coelenteraten kommt es vor, dass die contractilen Fasern der Epithelmuskelzellen ein quergestreiftes Aussehen haben. Mehrere Zellen bilden dann gemeinsam viele quergestreifte Fasern. Die quergestreiften Fasern bilden hauptsächlich bei Arthropoden und Wirbelthieren die Hauptmasse der Muskulatur. Sie entstehen aus Muskelbildungszellen, indem der grösste Theil einer solchen Zelle sich zu der quergestreiften Faser differenzirt. Der übrige Theil des Protoplasmas mit dem Kern bleibt häufig an der Oberfläche der Faser zurück. Vielleicht ist es dieser Protoplasmabelag, welcher die die Muskelfaser umhüllende Membran, das Sarcolemm, erzeugt. In fast allen Fällen jedoch vermehrt sich beim Wachsthum und der Differenzirung der Muskelfaser die Zahl der Kerne, so dass diese als vielzellige Gebilde zu betrachten sind, die durch unvollständige Theilung aus einer Zelle hervorgehen. Oft aber betheiligen sich mehrere in einer Linie hinter einander liegende Zellen gemeinsam an der Bildung einer Muskelfaser. Die quergestreifte Muskelfaser erscheint nicht nur quer-, sondern auch längsgestreift. Die Querstreifung kommt durch ein regelmässiges Abwechseln von das Licht einfach und doppelt brechenden Partien zu Stande.

Ueber die feinste Structur der quergestreiften Muskelfaser herrschen zur Stunde noch sehr verschiedene Ansichten. Wir schliessen uns hier der neuerdings von van Gehuchten vertretenen, auf die Untersuchung der quergestreiften Muskelfaser der Arthropoden gestützten Anschauung an, weil sie am besten mit der durch neue Untersuchungen begründeten Auffassung vom feinern Baue des Protoplasmas überhaupt in Einklang steht. Nach dieser Anschauung besteht die Muskelfaser wie das Protoplasma der Zellen überhaupt aus einem Netzwerk dichterer feinster Fasern, dem Spongioplasma, und einer dazwischen liegend homogeneren, flüssigeren Sub-

stanz, dem Hyaloplasma. Ersteres wäre contractil und elastisch, letzteres würde nur passiv bewegt. Das Spongioplasma ist nun in der Muskelfaser (Fig. 49 A) äusserst regelmässig angeordnet. Es besteht aus parallelen längsverlaufenden Filamenten, die in regelmässigen Abständen in auf der Längsachse senkrecht stehenden Ebenen durch Querfilamente verbunden sind. Ein in einer solchen Ebene liegender Querschnitt würde eine Platte bilden mit netzförmig angeordneten Filamenten und Hyaloplasma zwischen denselben (Fig. 49 B). Zwischen je 2 aufeinanderfolgenden Querplatten finden sich keine Querverbindungen zwischen den Längsfilamenten, so dass man auf einem

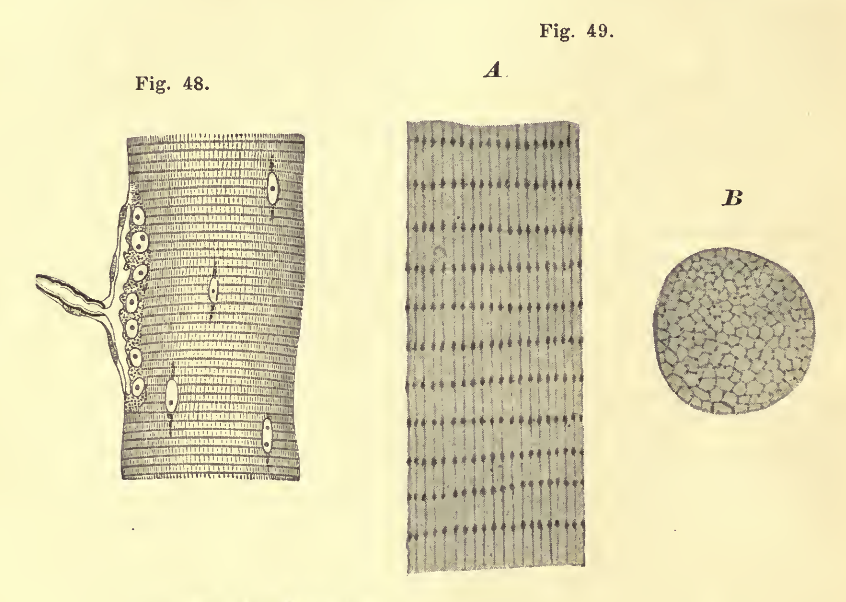


Fig. 48. **Quergestreifte Muskelfaser**, nach GEGENBAUR.

Fig. 49. **Quergestreifte Muskelfaser** eines Arthropoden, nach VAN GEHUCHTEN. *A* Stück von der Seite; *B* im Querschnitt (Querplatte).

zwischen 2 Platten hindurchgeführten Querschnitt der Faser nur die Querschnitte der Längsfilamente sehen würde. Es ist leicht ersichtlich, wie durch eine solche Anordnung der feinsten Theile das quer- und längsgestreifte Aussehen der Faser hervorgerufen wird.

Die Muskelfasern contrahiren sich auf von motorischen Nervenfasern übertragene Reize hin. Sie stehen deshalb immer mit den Enden solcher Nervenfasern in hier nicht näher zu besprechender Weise in Verbindung.

Muskelfasern, durch Bindegewebe vereinigt, treten zu Muskelbündeln, Muskellamellen, Muskelröhren zusammen. Diese können wieder zu Schichten oder zu dickern Muskelsträngen vereinigt sein.

Die Muskelfasern, sowohl die glatten, wie die quergestreiften, entstehen noch bei manchen höheren Metazoen aus Epithelien, bei vielen aber sind die Muskelbildungszellen (Myoblasten) Abkömmlinge von Zellen,

die sich schon frühzeitig in der Entwickelung aus einem Epithel unter dasselbe eingesenkt haben. Bei einem und demselben Thier können beide Bildungsweisen vorkommen.

Das Nervengewebe.

Wie aus Neuromuskelzellen reine Muskelelemente dadurch entstanden zu denken sind, dass allmählich bei einem Theil derselben das Protoplasma sich vornehmlich in contractile Substanz differenzirte und so die Muskelfunktion auf Kosten der andern den Neuromuskelzellen zukommenden in den Vordergrund trat, so konnten Nervenelemente aus ihnen hervorgehen, indem bei ihnen der contractile Theil der Zelle zurücktrat und sich der Neutraltheil weiter differenzirte. Wir können uns vielleicht die einfachen Sinneszellen des Körperepithels niederer Metazoen so entstanden denken, immer unter der Voraussetzung, dass sie mit benachbarten contractilen Elementen in Verbindung blieben, sei es durch einfachen Contact, sei es durch Fortsätze. So konnte ein von den Sinneszellen empfangener Reiz auf die Muskelzellen übertragen werden. Die Sinneszellen sind Epithelzellen, welche gewöhnlich durch ein zartes nach aussen vorragendes, meist unbewegliches Haar, ein Sinneshaar, ausgezeichnet sind. Die Arbeitstheilung konnte dann weitergehen. Einzelne mit andern Sinneszellen und mit Muskelzellen in Contakt befindliche Sinnes- oder Nervenzellen indifferentester Art konnten ihre Verbindung mit der Körperoberfläche aufgeben und in die Tiefe des Epithels hineinsinken, dabei die Rolle eines Vermittlers zwischen Sinneszellen und Muskelzellen spielend (Fig. 50) und den von den erstern empfangenen Reiz auf die letztern übertragend. Solche Zellen finden sich bei zahlreichen Coelenteraten. Sie werden hier schon als Ganglienzellen bezeichnet. Sie besitzen Fortsätze, mit denen sie sowohl unter einander, als mit den Sinneszellen und Muskelfasern in Verbindung stehen. Sie stellen sich als die Centralelemente des Nervensystems dar; in ihnen werden die von den Sinneszellen überkommenen Eindrücke zu Empfindungen, die sich in Willensimpulse umwandeln können; von ihnen gehen die Reize aus, auf welche hin die Muskelfasern sich contrahiren.

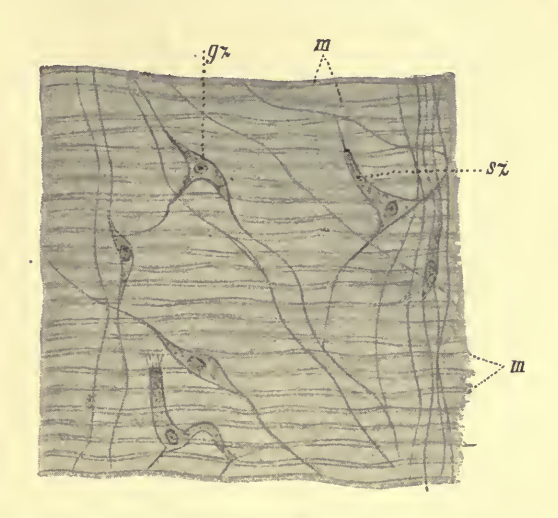


Fig. 50. Stück einer Muskellamelle des Septum einer Actinie (Anthea cereus) mit Nervenplexus, nach O. u. R. Hertwig. *m* Muskelfasern, *sz* Sinneszelle mit Sinneshaar, *gz* Ganglienzelle.

Schon bei einigen Coelenteraten, ganz besonders aber bei den über diesen stehenden Thieren complicirt sich das Nervensystem. Zwischen

den Centraltheilen, den Ganglienzellen einerseits und den Sinneszellen und Muskeln anderseits sind hier Nervenzellen eingeschaltet, welche, indem sie sich faserförmig strecken, zu Nervenfasern werden. Sie übernehmen ausschliesslich die Funktion der Leitung von Sinneseindrücken von den Sinneszellen zu den Ganglienzellen und der Leitung von Reizen von den Ganglienzellen zu den Muskelfasern.

Fig. 51. Fig. 52.

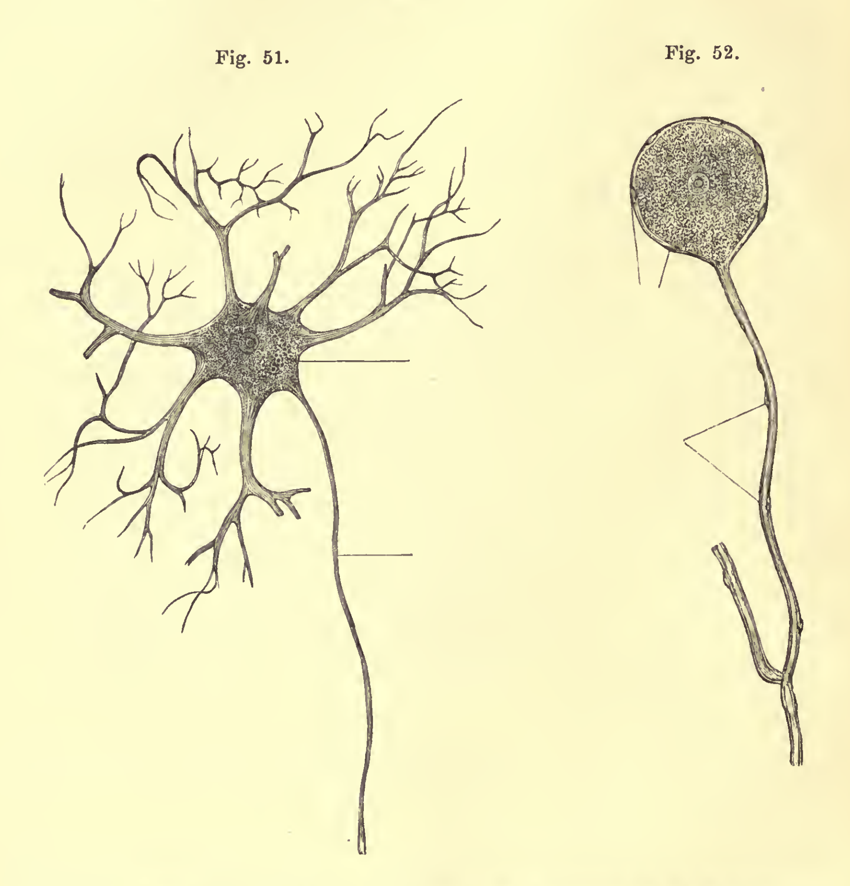


Fig. 51. **Ganglienzelle aus dem Vorderhorn des Rückenmarkes des Menschen,** nach Gegenbaur.

Fig. 52. **Ganglienzelle aus einem Spinalganglion des Menschen,** nach Gegenbaur.

Ausserdem erscheinen die Ganglienzellen nicht mehr in zerstreuter, plexusartiger Anordnung, sondern sie vereinigen sich räumlich zu Massen, welche man als Centralorgane des Nervensystems bezeichnet, z. B. das Gehirn. Auch die Nerverfasern vereinigen sich zu Nerven. Man unterscheidet zweierlei Nervenfasern: 1. Sensible Nervenfasern, welche die Sinneseindrücke von den peripheren Sinneszellen zum Centralorgan leiten. 2. Motorische Nervenfasern, welche Reize von dem Centralorgan zu den Muskeln leiten. Auch die Mehrzahl von Sinneszellen verharren nicht mehr in ihrem ursprünglich indifferenten

Zustande. Es tritt auch hier Arbeitstheilung ein. Einzelne erscheinen ganz besonders zur Aufnahme von Licht und Farbeeindrücken geeignet, andere zur Aufnahme von Schallwellen, noch andere empfangen Geruchs- und Geschmackseindrücke. Auf dem indifferentesten Zustande verharren noch die Tast- oder Gefühlszellen. Viele Sinneszellen, die zur Aufnahme einer und derselben Qualität von Reizen befähigt sind, treten unter Hinzuziehung von Hülfsgeweben und Hülfsapparaten zu complicirten Sinnesapparaten zusammen, den specifischen Sinnesorganen: Sehorgan, Gehörorgan, Geruchsorgan, Geschmacksorgan, Tastorgan.

Die Ganglienzellen besitzen einen oder mehrere Fortsätze (unipolare, bipolare, multipolare Ganglienzellen), von denen einer oder mehrere in die Nervenfasern übergehen, während andere vielleicht nur zur Ernährung der Ganglienzelle dienen. Der Fortsatz einer unipolaren Ganglienzelle theilt sich früher oder später wieder zum mindesten in 2 Aeste, einen motorischen und einen sensibeln. Die Ganglienzellen können (oft nur in peripherischen Gangliencentren) in bindegewebige Hüllen eingeschlossen sein.

Die Nervenfasern können sich vielfach verästeln und sind häufig der Länge nach fein gestreift. Sie sind entweder nackt — bei einigen niedersten Metazoen — oder von einer Scheide, dem Neurilemm, umhüllt, welche vom umgebenden Bindegewebe geliefert wird. Wenn viele Nervenfasern zu einem Nerven zusammentreten, so sind bei allen höhern Thieren die einzelnen Fasern durch solche Scheiden von einander getrennt, deren Gesammtheit dann auf Querschnitten den Eindruck eines spongiösen Gewebes macht, in dessen grössern oder kleinern Maschen die Querschnitte der Nervenfasern liegen. Das Neurilemm setzt sich meist nicht auf die Ganglienzellen fort.

Ganz besonders bei den Wirbelthieren hat man ferner zwei Arten von Nervenfasern unterschieden: 1. Die marklosen, welche einfach bleiben, und 2. die markhaltigen, bei denen sich an der Faser zwei Theile, eine äussere fetthaltige, röhrenförmige Markscheide und ein von dieser umhüllter Faden, der Achsencylinder, unterscheiden lassen. Beim Uebergang in eine Ganglienzelle geht letzterer allein in den Fortsatz derselben über; er allein stellt die Leitungsbahn dar. Sowohl die marklosen als die markhaltigen Nervenfasern sind in bindegewebigen Neurilemmscheiden eingeschlossen.

Bei vielen niedern Thieren bleibt das Nervensystem zum grössten Theil an seiner ursprünglichen Bildungsstätte, im Körperepithel. Da dasselbe fernerhin bei den höhern Thieren durch die Sinnesapparate an das Körperepithel gebunden ist, so verstehen wir, weshalb es auch bei den höchsten Thieren in seiner individuellen Entwickelung aus der embryonalen äussern Epithelschicht hervorgeht.

Litteratur.

Th. Schwann. *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen. Berlin* 1839.

A. Kölliker. *Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen.* 1850—54. 3 *Theile.*

Derselbe. Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. *Auflage. Leipzig* 1867.

F. Leydig. *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt* 1857 (*grundlegendes Werk*).

Derselbe. Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864, *Bd. I mit Atlas.*

C. Frommann. *Zur Lehre von der Structur der Zellen. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. IX*, 1875.

W. Flemming. *Zellsubstanz, Kern, Zelltheilung. Leipzig* 1882.

H. Frey. *Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen.* 3. *Aufl. Leipzig* 1870.

L. Ranvier. *Technisches Lehrbuch der Histologie, übersetzt von Nicati und v. Wyss. Leipzig* 1877.

H. Fol. *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Leipzig* 1884. *Bis jetzt nur die erste Lieferung erschienen, welche über die mikroskopische Technik handelt.*

Ph. Stöhr. *Lehrbuch der Histologie.* 2. *Auflage. Jena* 1888.

II. KAPITEL.

Einleitung in das Studium der Metazoen. Die Coelenteraten oder Zoophyten als niederste Metazoen mit wesentlich zweiblättrigem Bau. Die Dotterfurchung und Bildung der beiden primitiven Keimblätter der Metazoen (Gastraeatheorie).

Einleitung.

Den Protisten oder Protozoen stellt man die echten Thiere oder Metazoen gegenüber. Während bei den erstern der Körper aus einer einzigen Zelle besteht oder aus mehreren gleichartigen Zellen (abgesehen von Volvox), von denen aber jede befähigt ist, alle Funktionen des Lebens auszuführen (Zellcolonie), besteht der Körper bei allen Metazoen immer aus einer Mehrzahl von Zellen, die nicht alle gleichartig sind, die sich vielmehr in die verschiedenen Lebensarbeiten getheilt haben (Zellenstaat). Die Arbeitstheilung kann mehr oder weniger weit gehen und danach beurtheilt man den Grad der morphologischen Complication und der physiologischen Vollkommenheit der Thiere. Wir kennen Thiere, die sich morphologisch (dem Baue nach) und physiologisch (den Lebensverrichtungen nach) nur wenig hoch über Protozoencolonien erheben.

Solche Thiere sind z. B. die Hydren. Ihr Körper besteht aus nur wenigen verschiedenen Zellenarten: verdauenden Zellen, Neuromuskelzellen, Nesselzellen, Bildungszellen von Eiern und Samenfäden. Alle diese Zellenarten sind aber für den Bestand des Hydrakörpers unerlässlich; man kann keine von ihnen aus dem Körper entfernen, ohne den Bestand desselben zu gefährden. Der ganze Körper tritt uns also physiologisch wieder als ein Individuum entgegen; aber gegenüber der Zelle als ein Individuum zweiter, höherer Ordnung, als eine Person. Die meisten Thiere bleiben auf dieser Individualitätsstufe stehen. Eine Meduse, ein Spulwurm, ein Krebs, eine Katze ist ein solches Individuum zweiter Ordnung. In manchen Thierabtheilungen aber vermehren sich durch Theilung oder Knospung die Individuen zweiter Ordnung. Die so entstehenden neuen Individuen bleiben aber mit einander körperlich vereinigt und bilden zusammen ein Individuum dritter Ordnung, einen Thierstock. Die einzelnen einen solchen Stock zusammensetzenden Personen können entweder gleichartig bleiben und sie verhalten sich dann zum Stocke ganz ähnlich, wie die Zellindividuen einer Protozoencolonie zu dieser Colonie. Oder es tritt selbst wieder Arbeitstheilung und in Folge dessen eine verschiedenartige

Ausbildung der Körperform und des Baues (Polymorphismus) bei den Personen eines Stockes auf. Dann erscheint ein solcher Stock auch physiologisch wieder als ein Individuum dritter Ordnung. Die Personen erlangen den Werth von Werkzeugen desselben und verhalten sich zu ihm wie die verschiedenartigen Zellelemente einer Person, z. B. einer Hydra, zu dieser. Thierstöcke ohne Arbeitstheilung der Personen sind z. B. die meisten Korallen; solche mit weitgehender Arbeitstheilung und Polymorphismus die Siphonophoren.

Schon bei den niedersten Metazoen sind die Zellelemente nicht etwa ohne besondere Anordnung im Körper zerstreut. Wir sehen vielmehr, dass sie sich schon bei den einfachsten Coelenteraten zu 2 epithelartigen Schichten anordnen, die, dicht aneinanderliegend, die Wandung des schlauchförmigen, mit einer Oeffnung versehenen Körpers bilden. Den physiologischen Leistungen der verschiedenartigen Zellen entsprechend bilden die Nesselzellen, die Neuromuskelzellen die äussere Schicht; während die verdauenden Zellen die innere, der Höhle des Schlauches, d. h. der Darmhöhle zugekehrte Schicht bilden. Geschützt in den tiefern Lagen der äusseren Schicht liegen die Fortpflanzungszellen. Diese beiden Schichten, welche in der Entwickelung aller Metazoen wiederkehren, werden als Ectoderm nnd Entoderm bezeichnet.

Gleichartige oder ungleichartige Zellen oder Gewebe treten also zu Zell- oder Gewebecomplexen zusammen. Solche Complexe bezeichnet man als Organe, wenn die sie zusammensetzenden Zellen oder Gewebe gemeinsam im Dienste einer oder mehrerer Funktionen stehen. Ein primitives Organ ist das Entoderm einer Hydra, dessen sämmtliche Zellen die Verdauung besorgen. Schon complicirtere Organe sind die Tentakeln einer Hydra; sie dienen als Tastorgane, als Waffen und als Organe zum Ergreifen der Nahrung. Zu diesem Behufe enthalten sie Neuromuskelzellen und Nesselzellen. Zum Zwecke ihrer Ernährung führen aus dem Darme mit Entoderm bekleidete Gefässe in sie hinein. So werden die verschiedensten Elemente in den Dienst einer oder weniger Funktionen gezogen, nach denen die Organe benannt werden. Man spricht deshalb von Sinnesorganen, Bewegungsorganen, Athmungsorganen u. s. w.

Es können, zumal bei den höhern Thieren, mehrere gleichartige Organe mit ähnlicher Funktion in einem und demselben Körper vorkommen, dann erscheinen sie als Theile eines Organsystems: Muskelsystem, Gefässsystem, Nervensystem u. s. w.

Mit der Untersuchung der Zusammensetzung des thierischen Körpers aus Zellen, Geweben, Organen u. s. w. beschäftigt sich die feinere und gröbere Anatomie. Diese wird zur vergleichenden Anatomie, wenn sie den Bau des Körpers der Thiere vergleichend betrachtet. Sie steht selbst wieder im Dienste der Zoologie, welche es als eine ihrer Hauptaufgaben ansieht, die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Thiere aufzufinden und den muthmaasslichen Entwickelungsgang der Thierwelt in der Erdgeschichte zu ermitteln. Die vergleichende Anatomie sucht nämlich die Verwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen den Körper der Thiere zusammensetzenden Theile zu bestimmen. Dabei ist ihr Objekt naturgemäss nicht nur der Körper der heute lebenden Thiere, sondern auch der der vorweltlichen Thiere, insofern er uns versteinert erhalten ist; nicht nur der Körper der erwachsenen Thiere, sondern der aller aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien derselben. Denn eine Thierform ist nicht nur charakterisirt durch ihren Bau im erwachsenen, fortpflanzungsfähigen Zustande, sondern

durch den Bau aller diesem vorhergehenden, aufeinanderfolgenden Entwickelungs-Stadien.

Die vergleichende Anatomie betrachtet die Organe, wie gesagt, nur nach ihrem Bau und ihrem verwandtschaftlichen Zusammenhang, nicht nach ihrer physiologischen Leistung. Die Verwandtschaft zweier Organe selbst aber beruht wieder auf ihrer Abstammung von einem und demselben Organe einer gemeinsamen Stammform. Der Nachweis dieser Verwandtschaft begründet die Homologie der Organe bei verschiedenen Thieren. So sind die vordern oder die hintern Extremitäten der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere einander und den Brust- oder Bauchflossen der Fische homolog, weil diese Organe einen gemeinsamen Ursprung haben. Nicht homolog, sondern nur analog sind die Gliedmaassen der Wirbelthiere und die der Arthropoden, weil diese Organe nicht auf bestimmte Organe einer beiden Gruppen gemeinsamen Stammform zurückgeführt werden können. Sie haben sich erst innerhalb einer jeden dieser Gruppen unabhängig von einander gebildet und die oberflächliche Aehnlichkeit, welche sie zeigen, ist nur ein Resultat der Anpassung derselben an die nämliche Funktion.

Die zoologische Forschung hat gezeigt, dass Organe im Laufe der Zeiten ganz andere Funktionen übernehmen können, als sie ursprünglich ausübten (Princip des Funktionswechsels). Die Luftblase der Fische z. B. ist vorzugsweise ein hydrostatischer Apparat, dessen sich diese Thiere bedienen, um im Wasser zu steigen oder zu sinken. Daneben mag bei einzelnen Fischen die Luftblase auch die Nebenfunktion eines respiratorischen Apparates übernehmen. Diese Nebenfunktion wird nun bei den höhern Wirbelthieren zur Hauptfunktion; aus der Luftblase wird die Lunge und die ursprüngliche Funktion geht ganz verloren. Wichtig für die vergleichende Anatomie sind die sogenannten rudimentären Organe — verkümmerte Organe, die keine für den Organismus nützliche Funktion auszuüben im Stande sind. So sind durch Vererbung erhaltene, aber im Verschwinden begriffene Ueberbleibsel ursprünglich wohl entwickelter funktionell wichtiger Organe. So ist der Processus vermiformis des Menschen ein kümmerlicher Ueberrest eines Darmblindsackes, der bei gewissen tiefer stehenden Säugethieren eine mächtige Entwickelung besitzt und sich energisch an den Funktionen der Verdauung betheiligt.

Wie sind die niedersten, einfachsten Metazoen entstanden zu denken? Auf diese Frage antworten verschiedene Theorien, von denen die Gastraeatheorie ziemlich allgemeine Anerkennung gefunden hat. Diese Theorie stützt sich auf 2 Reihen von Thatsachen.

1. Bei der Entwickelung sehr vieler Metazoen entsteht aus der Eizelle durch successive Theilungen ein innen hohler Haufen von gleichartigen Zellen, welcher seinem Bau nach im Allgemeinen einer Protozoen-Colonie (Volvox, Magosphaera) entspricht. Die Zellen dieses Haufens (Blastula) ordnen sich bei allen Metazoen zu einem zweiblättrigen Keim, und zwar bei vielen in einfachster Weise so, dass sich die Wand der Hohlkugel an einer Stelle einsenkt. Der eingesenkte Theil legt sich von innen an den nicht eingestülpten Theil der Hohlkugel an — so entsteht eine Blase mit zweischichtiger Wandung (Ectoderm und Entoderm). Die innere Schicht, das Entoderm umgrenzt eine Höhle die Urdarmhöhle, welche durch eine Oeffnung, den Urmund oder

Blastoporus, nach aussen mündet. Die äussere Schicht oder das Ectoderm liefert überall die äussere Haut und das Nervensystem der Thiere; die innere das Darmepithel und die aus ihm hervorgehenden Drüsen. Diese Keimform ist als Gastrula bezeichnet worden.

2. Der Körper der niedersten Metazoen, eines einfachsten Coelenteraten z. B., besteht zeitlebens aus zwei Schichten, welche im Wesentlichen mit den beiden Keimschichten der Gastrula übereinstimmen. Die äussere Schicht, das Ectoderm, repräsentirt die äussere Haut; die innere Schicht, das Entoderm, die Epithelwand des Darmkanals. Letztere umschliesst die Darmhöhle, die sich an einer Stelle durch den Mund nach aussen öffnet.

Aus diesen zwei Reihen von Thatsachen lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1. Alle Metazoen stammen von einer gemeinsamen Stammform ab, welche im Wesentlichen den Bau eines niedern Coelenteraten besass. Diese hypothetische Stammform, die Gastraea, tritt bei allen Metazoen als Durchgangsstadium der Entwickelung, als Gastrula auf.

2. Die Gastraea selbst ist in ähnlicher Weise aus einer hohlkugelförmigen Protozoencolonie durch Bildung und allmähliche Vertiefung einer Einsenkung entstanden, wie bei vielen Thieren in der individuellen Entwickelung die Gastrula aus dem hohlen Haufen von Furchungszellen durch Einstülpung hervorgeht.

Haupteintheilung der Metazoen.

A. Der Körper besteht wesentlich aus zwei Schichten, dem Ectoderm und dem Entoderm. Eine mittlere Schicht fehlt entweder oder sie lässt, wo sie vorhanden ist, innige Beziehungen zum Ectoderm oder zum Entoderm, oder zu beiden, erkennen. Darm mit einer einzigen Oeffnung nach aussen (Mund). Eine Leibeshöhle zwischen Darm und Haut fehlt und ebenso fehlen Blutgefässe und Exkretionsorgane. Ein Nervensystem fehlt entweder oder ist da, wo es vorkommt, wenig centralisirt.

II. Kreis oder Stamm des Thierreichs.
Zoophyta oder **Coelenterata.** (Pflanzenthiere).

B. Mit wohl entwickeltem, vom Ectoderm und Entoderm scharf gesondertem Mesoderm. Darm mit einer einzigen Oeffnung (Mund) nach aussen mündend. Leibeshöhle und Blutgefässsystem fehlen. Exkretionsorgane (Wassergefässsystem) vorhanden. Nervensystem centralisirt.

III. Kreis oder Stamm. **Plathelminthes** (Plattwürmer).

C. Mit wohl entwickeltem, vom Ectoderm und Entoderm scharf gesondertem Mesoderm. Darm mit zwei äussern Oeffnungen (Mund und After). Meist mit Leibeshöhle im Mesoderm. Blutgefäss- und Exkretionssystem meist vorhanden. Nervensystem centralisirt.

IV. Kreis oder Stamm. **Vermes.** Würmer.
V. „ „ „ **Arthropoda.** Gliederfüssler.
VI. „ „ „ **Mollusca.** Weichthiere.
VII. „ „ „ **Echinodermata.** Stachelhäuter.
VIII. „ „ „ **Tunicata.** Mantelthiere.
IX. „ „ „ **Vertebrata.** Wirbelthiere.

II. Kreis oder Stamm des Thierreichs.

Zoophyta oder Coelenteraten (Pflanzenthiere).

Systematischer Ueberblick.

I. Klasse. Gastraeadae. Ohne Poren der Leibeswand und ohne Tentakel.

II. „ Porifera oder Schwämme. Mit Poren der Leibeswand, ohne Tentakel.

III. „ Cnidaria oder Nesselthiere. Ohne Poren der Leibeswand, mit Tentakel.

Von den drei Hauptklassen der Coelenteraten zeigen die Gastraeaden im Wesentlichen den Bau einer Gastrula, während die beiden andern Gruppen höher differenzirte Thiere einschliessen, die nach zwei ganz verschiedenen Richtungen auseinandergehen, so dass eine einheitliche Besprechung nicht thunlich erscheint.

I. Klasse.
Die Gastraeaden.

Systematische Uebersicht.

A. Die Physemarien. Haliphysema. Gastrophysema.
B. Die Dicyemiden. Dicyema (Fig. 53).
C. Die Orthonectiden. Rhopalura (Fig. 54).
Anhang. Trichoplax adhaerens (Fig. 55).

Die Gastraeaden sind Thiere, deren Bau im Wesentlichen dem einer Gastrula entspricht. Bei den einen Formen erscheint die Organisation etwas complicirt; bei den andern, wohl in Anpassung an die parasitische Lebensweise, etwas vereinfacht. Die Physemarien sind 2-schichtige Schläuche, die mit dem der einzigen Oeffnung des Schlauches entgegengesetzten Körpertheil auf dem Meeresboden festsitzen. Das Ectoderm besteht aus verschmolzenen Zellen (Syncytium), das

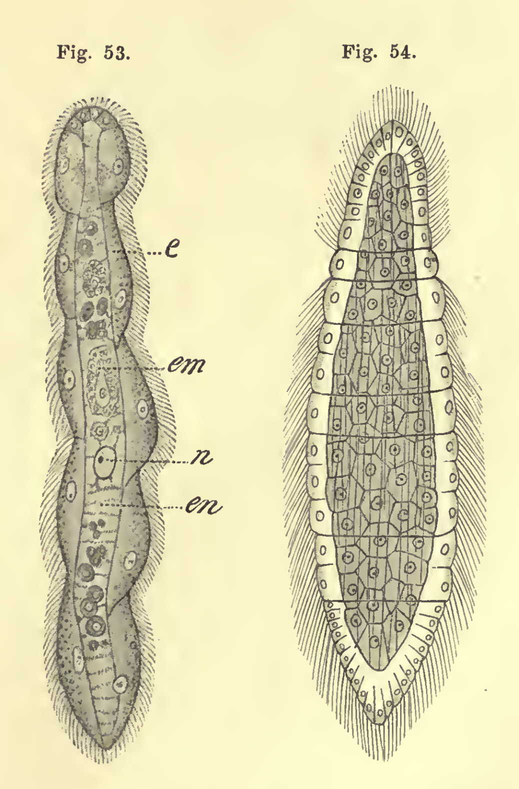


Fig. 53. **Junges Dicyema, nach** Whitman. *e* Ectoderm. *en* Entodermzelle mit Kern *n*. *em* Embryo.

Fig. 54. **Rhopalura Giardii ♀, nach** Julin.

Entoderm aus Kragenzellen mit je einer Geissel. Im Entoderm entwickeln sich die Geschlechtsprodukte. Das Ectoderm enthält. Fremdkörper eingelagert. Würde die Leibeswand der Physemarien von Poren durchbohrt sein, so würde man diese Thiere als einfachste Schwämme betrachten müssen.

Auch der Körper der parasitisch in Cephalopoden und in Echinodermen und Turbellarien lebenden Dicyemiden (Fig. 53) und Orthonectiden (Fig. 54) besteht aus zwei Hauptschichten. Das bewimperte Ectoderm bildet eine nirgends unterbrochene Schicht von nicht sehr zahlreichen Zellen um die äussere, meist als Entoderm betrachtete solide Schicht, die entweder (Orthonectiden) aus einem Haufen von Zellen oder aus einer einzigen, vielkernigen Achsenzelle (Dicyemiden) besteht. Mundöffnung und Darmhöhle sind also hier wohl in ähnlicher Weise verschwunden, wie bei den Cestoden. Der Körper der Orthonectiden erscheint äusserlich geringelt und zeigt zwischen Ectoderm und Entoderm noch eine Schicht von musculösen Fasern ectodermalen Ursprungs. Bei den Orthonectiden werden im Entoderm Samenfäden und Eier erzeugt, und zwar in verschieden gestalteten Individuen. Bei den Dicyemiden sind noch keine Spermatazoen entdeckt worden, sondern blos eiartige Keime, die sich, wie es scheint unbefruchtet, innerhalb der Achsenzelle wie Eier entwickeln.

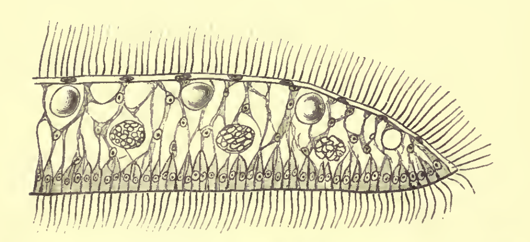


Fig. 55. Stück eines senkrechten Schnittes durch den Körper von Trichoplax adhaerens, nach F. E. SCHULZE.

Die Entwickelung geht so vor sich., dass sich das Ei oder der einzellige Keim in 2 ungleich grosse Theile theilt. Die so entstandene grössere Furchungszelle (Macromer) bleibt zunächst ungetheilt, während die kleinere (Micromer) sich wiederholt theilt. Die Abkömmlinge der letztern umwachsen die grössere Zelle schliesslich vollständig und bilden das Ectoderm und — bei den Orthonectiden — ausserdem noch die Muskelfasern. Die grosse Zelle bleibt bei den Dicyemiden ungetheilt und wird zur Achsenzelle, während sie bei den Orthonectiden durch Theilungen den entodermalen Haufen von Zellen liefert.

Anhang. Trichoplax adhaerens (Fig. 55) heisst ein merkwürdiges, im Seewasseraquarium zu Graz entdecktes Thier, welches eine dünne, allseitig bewimperte Platte von ganz unregelmässiger, nach Art einer Amöbe veränderlicher Gestalt darstellt. Diese Platte setzt sich aus 3 über einander liegender Schichten zusammen. Die unterste Schicht, welche sich der Unterlage anschmiegt, besteht aus einer Lage cylindrischer Zellen, die oberste Schicht aus einem Plattenepithel. Die zwischen beiden liegende Schicht besteht aus verästelten und theilweise anastomosirenden Zellen, die in einer hyalinen Grundsubstanz liegen. Die Zellen der unteren Schicht besitzen Fortsätze, welche ohne scharfe Grenze in die Fortsätze der Zellen der mittleren Schicht übergehen. So lange über die Fortpflanzung und Entwickelung des Thieres nichts bekannt ist, entzieht sich sein Körperbau einer sichern morphologischen Beurtheilung.

Litteratur.

E. Haeckel. *Biologische Studien. Heft II.* 1877.
Ed. van Beneden. *Recherches sur les Dicyemides. Bull. Académie Belgique. Bruxelles* 1876.
C. O. Whitman. *A Contribution to the Embryology, Life Historg and Classification of the Dicyemids. Mittheil. aus d. zool. Station zu Neapel. T. IV.* 1882.
A. Giard. *Les Orthonectides. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. T. XV.* 1879.
E. Metschnikoff. *Untersuchungen über Orthonectiden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd.* 35. 1881.
Julin. *Contribution à l'histoire des Mesozoaires. Archives de Biologie. T. III.* 1882.
F. E. Schulze. *Ueber Trichoplax adhaerens. Zoolog. Anzeiger. Bd. VI.* 1883. *S.* 92—97.

II. Klasse. **Porifera oder Schwämme.**

Systematische Uebersicht.

I. Unterklasse. Calcaria. Skelet aus Spicula von kohlensaurem Kalk, immer vorhanden. Dem Baue des Weichkörpers nach Asconen, Syconen und Leuconen. Olynthus, Ascandra, Sycandra, Leucandra.

1. Ordnung. Calcispongiae, Kalkschwämme.

II. Unterklasse. Non-Calcarea. Skelet selten fehlend, aber nie aus Kalkspicula, vielmehr aus Kieselspicula oder Spongin-Fasern bestehend. Dem Baue des Weichkörpers nach Leuconen.

2. Ordnung. Hexactinellidae, Glasschwämme.

Kieselnadeln isolirt oder durch Kieselmasse zu einem zusammenhängenden, festen Gerüste verbunden, 3achsig. Geisselkammern cylindrisch, radiär gestellt, den Radialtuben der Sycandren ähnlich. Die meisten Formen fossil. Lebend: Euplectella, Hyalonema.

3. Ordnung. Spiculispongiae, Nadelschwämme.

Skelet aus selbstständigen verschiedenartigen Kieselspicula bestehend, selten fehlend. Die Spicula sind oft durch organische Substanz in Bündel zusammengekittet oder bilden, durch knorrige Auswüchse ineinandergreifend, festverbundene Skelete. Sie sind aber nie durch Kieselmasse verkittet. Geodia, Plakina, Chondrosia, Oscarella und Halisarca (ohne Skelet), Tethya, Tuberella, Suberites.

4. Ordnung. Halichondrinae, Kieselhornschwämme.

Skelet aus vorwiegend einstrahligen Kieselspicula gebildet, die durch mehr oder weniger Hornsubstanz (Spongin) zusammengekittet sind. Halichondria, Reniera, Spongilla (im süssen Wasser), Myxilla, Clathria.

5. Ordnung. Ceraspongiae, Hornschwämme. (Fig. 56.)

Skelet besteht aus Hornfasern (Spongin). Eigene Spicula fehlen; oft werden Bruchstücke von fremden Spicula, Sand etc. zur Verstärkung aufgenommen. Spongelia, Euspongia officinalis, Badeschwamm, Aplysina.

Eine allgemeine Schilderung der Körperform der Poriferen ist unmöglich, so gross ist die Verschiedenartigkeit der Gestalt. Die Schwämme oder Schwammstöcke können die Gestalt von Knollen, Birnen, Krusten, Trichtern, Cylindern, Kugeln haben. Manche sind unregelmässig ästig. Einige sind strahlig gebaut. Alle sind festsitzend oder stecken mit einem Theil ihres Körpers im Schlamme.

Mit Ausnahme der Spongillidae leben alle Schwämme im Meere.



Fig. 56. Skelet eines auf einem Steine festsitzenden Hornschwammes. *o* Oscula.

Bei manchen Schwämmen ist die äussere Gestalt sogar bei den verschiedenen Individuen einer Art ausserordentlich wechselnd. Es kann sogar ein und dasselbe Individuum an verschiedenen Stellen seines Körpers ein verschiedenes Gefüge, Verschiedenheiten im Bau, Abweichungen in der Zusammensetzung des Skelets erkennen lassen.

Nicht minder mannigfaltig ist der innere Bau der Schwämme. Als Ausgangspunkt der Darstellung wählen wir Olynthus (Fig. 57). Dieser Schwamm stellt einen ziemlich dünnwandigen Schlauch dar, dessen eines blindgeschlossenes Ende festsitzt, während das entgegengesetzte, freie Ende von einer Oeffnung, dem Osculum, durchbrochen

ist. Die Wand des Schlauches ist von Poren durchbohrt, welche sich öffnen und schliessen können. Das Wasser strömt durch die Poren in die der Darmhöhle einer Gastrula vergleichbare Höhle des Schlauches ein und durch das Osculum aus. Die Wand besteht nach den vorliegenden Untersuchungen aus 2 Schichten: 1. einer äusseren Schicht, gebildet aus einer ziemlich homogenen Grundsubstanz, in welcher Zellen und Kalknadeln eingebettet liegen; 2. einem inneren Epithel von Kragenzellen. Vielleicht existirt schon hier ausserhalb der skeletführenden Schicht ein dünnes Plattenepithelium, so dass dann der Körper aus 3 Schichten, einem äussern, ectodermalen, einem innern, entodermalen Epithel und einer dazwischen liegenden, mesodermalen Bindegewebsschicht bestehen würde. Die wesentlich auf der Organisationshöhe eines Olynthus stehen bleibenden Schwämme werden als Asconen bezeichnet.

Fig. 57.

Fig. 57. **Olynthus,** nach HAECKEL.

Fig. 58.

Fig. 58. **Sycandra ciliata Haeck.,** nach VOSMAER. Längsschnitt durch die Leibeswand im obern Körpertheil. Die linke Hälfte des Schnittes ist weggelassen.

Eine höhere Stufe der Organisation wird dadurch erreicht, dass die Wandung des Schlauches sich verdickt und dass von der centralen Höhle aus dicht gedrängte cylindrische Taschen, die Radialtuben, radiär in die verdickte Wand eindringen (Fig. 58), so dass häufig die Oberfläche des Schwammes in Form zahlreicher Kegel über den Radialtuben emporgehoben wird. Die Radialtuben sind von Kragenepithel ausgekleidet, während das Epithel der centralen oder Gastralhöhle zu einem Pflasterepithel umgebildet erscheint. Die äussern Poren führen also hier zunächst in die Radialtuben, von diesen in die centrale Höhle und von da durch das Osculum nach aussen. Syconen.

Bei der grossen Mehrzahl der Schwämme aber complicirt sich das „Kanalsystem" noch mehr. Das Kragenepithel wird auf zahlreiche sackartige, im stark verdickten Mesoderm der Körperwand meist zerstreut liegende sogenannte Geisselkammern beschränkt (Fig. 59 *gk*).

Die Poren der äussern Körperoberfläche münden selbst wieder in weitere oder engere sich oft verästelnde, mit Plattenepithel ausgekleidete

Kanäle, die sich schliesslich in die Geisselkammern öffnen (zuführende Kanäle). Von den Geisselkammern aus führen andere weitere oder engere, häufig sich wieder zu grössern Kanälen vereinigende Kanäle (abführende Kanäle) in die verschiedenartig gestaltete Centralhöhle, die selbst wieder durch ein Osculum nach aussen mündet. Leuconen.

Die Bewegung der Geisselhaare des Kragenepithels unterhält einen beständigen Wasserstrom im Kanalsystem der Schwämme. Das Wasser tritt durch die Poren ein, durchzieht das Kanalsystem und strömt durch die Oscula wieder aus.

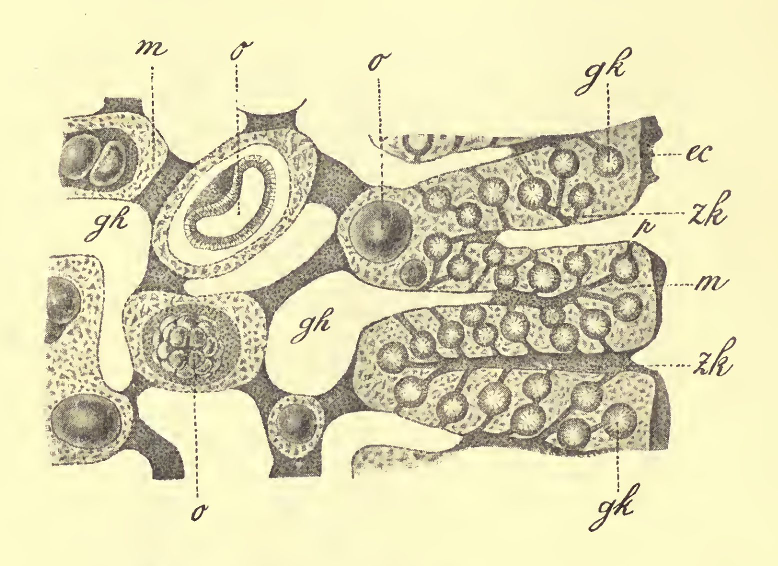


Fig. 59. **Stück eines Schnittes durch Halisarca lobularis**, nach F. E. Schulze. *ec* Ectodermales Pflasterepithel, *gh* Gastralhöhlen, *m* Mesoderm, *p* Poren, *gk* Geisselkammern, *zk* zuführende Kanäle, *o* Eier und Furchungsstadien.

Im einzelnen verhält sich das Kanalsystem ausserordentlich verschiedenartig. Sein Bau und seine Anordnung sind für die Systematik werthvoll.

Oft entsteht durch Zusammenfliessen zuführender Kanäle ein System grösserer, ganz oberflächlich gelegener Lacunen und Höhlen, sogenannter Subdermalhöhlen, in welche die Poren entweder direkt oder durch Kanäle einmünden, und die dann erst wieder durch besondere Kanäle mit den Geisselkammern in Verbindung stehen.

Das Kanalsystem kann gegenüber der Zwischenschicht (Mesoderm) der Spongien stark entwickelt sein oder das Mesoderm kann das Uebergewicht haben. Im erstern Falle ist das Gefüge des Schwammkörpers ein lockereres, im letztern ein festeres.

Das Mesoderm der Spongien stellt eine Art Bindegewebe dar und besteht aus einer meist gallertigen Zwischensubstanz und darin eingebetteten Zellen. Diese letzteren sind entweder spindelförmig oder sternförmig, mitunter blasenförmig. Einzelne von ihnen enthalten nicht selten Farbstoffe (Pigmentzellen); andere sind amöboid beweglich (Wanderzellen). Lang spindelförmige, fein verästelte Zellen liegen mitunter

concentrisch um den Anfangstheil der zuführenden Kanäle und dienen wohl als contractile Zellen zum Verschluss der Poren.

Das mesodermale Bindegewebe ist bei den Spongien der Sitz der so mannigfaltigen Skeletbildungen. Diese bestehen entweder aus kohlensaurem Kalk, oder aus Kieselsäure, oder sie sind aus dem sogenannten Spongin gebildete Hornfasern. Skelete aus Kieselsäure und solche aus Hornfasern können combinirt vorkommen. Die Kiesel- oder Kalkskelete bestehen aus kleinen, höchst wahrscheinlich in Zellen gebildeten Körperchen, sogenannten Spicula, von ausserordentlich wechselnder Gestalt. Man unterscheidet Einstrahler, Dreistrahler, Vierstrahler, Sechsstrahler, Vielstrahler, Sterne, Kugeln etc. Das Skelet eines Schwammes kann entweder nur aus einer Art von Spicula bestehen oder es können 2 oder mehrere Arten neben einander vorkommen.

Die einzelnen Spicula liegen entweder lose neben einander oder sind zu zusammenhängenden Gerüsten verkittet. Dasselbe gilt von den Hornfasern. Der gewöhnliche Badeschwamm, wie er auf jedem Waschtisch liegt, ist nur ein Gerüste solcher Hornfasern, er stellt nur das Skelet des im Meere lebenden Thieres dar (Fig. 56).

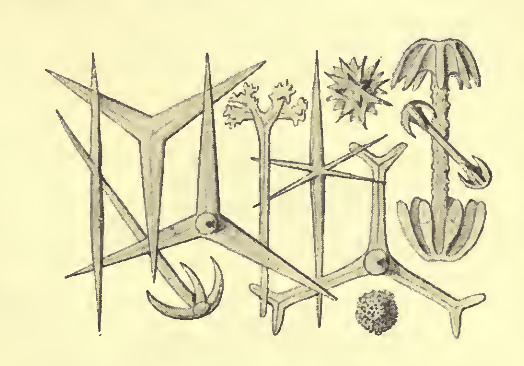


Fig. 60. Verschiedene Formen von Skeletspicula von Schwämmen.

Ein Nervensystem ist bis jetzt bei den Poriferen nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

Die Fortpflanzung ist entweder eine ungeschlechtliche oder geschlechtliche.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung geschieht durch äussere oder innere Sprossung oder Knospung.

Aeussere Knospung. Ein Schwamm kann an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche Knospen treiben. Diese werden, ohne sich loszulösen, grösser und können selbst wieder Knospen bilden. So entstehen Schwammstöcke. Indem Knospen an verschiedenen Stellen mit einander verwachsen, kann der Stock selbst wieder das Aussehen eines Geflechtes oder Gerüstes annehmen. Die Lücken und Zwischenräume eines solchen Stockes können dann wieder ganz den Charakter eines Kanalsystems (Scheinkanäle) annehmen. Sie müssen aber ihrer Entstehung nach scharf unterschieden werden von dem wahren Kanalsystem, das die Wandungen einer jeden Schwammperson durchzieht. Auch getrennte Schwammpersonen können mit einander zu Stöcken verschmelzen. Die Zahl der Oscula dürfte im allgemeinen der Zahl der einen Stock bildenden Schwammpersonen entsprechen (Fig. 56 *o*).

Bei der sogenannten innern Knospung lösen sich aus dem Schwammkörper Gruppen von Zellen los, die sogenannten Gemmulae, die sich nach einer Ruhezeit zu ganzen Schwämmen entwickeln. Ueber die feinern Vorgänge bei der Entwickelung dieser Gemmulae sind die verschiedenen Forscher nicht einig.

Geschlechtliche Fortpflanzung. Die Schwämme sind wohl vorherrschend hermaphroditisch oder dioecisch; doch werden in den meisten Fällen Eier und Spermatozoen nicht zu gleicher Zeit in einer Person oder in einem Stock erzeugt, d. h. die Schwämme sind protandrisch hermaphrodit.

Die Eier und Samenfäden scheinen sich aus Mesodermzellen zu entwickeln.

Entwickelung. Die Entwickelung der Spongien aus dem befruchteten Ei, welche häufig anfangs im Innern des Mutterthieres verläuft, scheint nach den vorliegenden, noch ungenügenden, sich vielfach wiedersprechenden Beobachtungen recht verschiedenartig zu verlaufen und es ist kaum möglich, ein allgemein gültiges Schema aufzustellen. Wir wählen die neuerdings untersuchte Entwickelung von Oscarella (Halisarca) lobularis (Fig. 61).

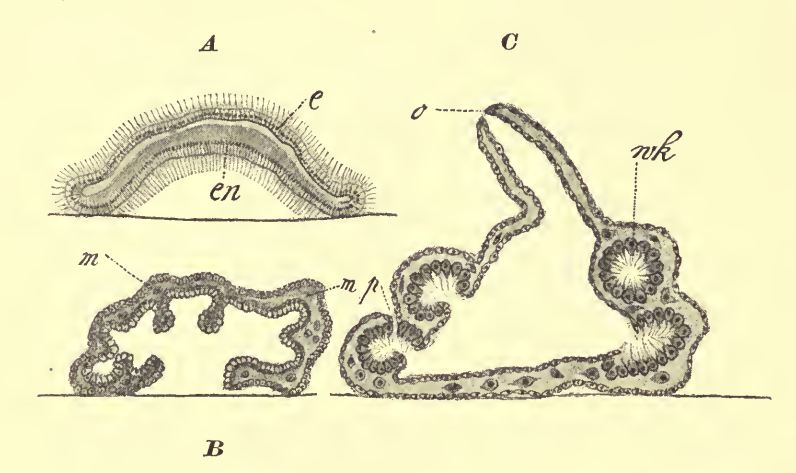


Fig. 61. Schnitte durch 3 Entwickelungsstadien von Oscarella lobularis, nach K. HEIDER. *A* Gastrula, die sich festgesetzt hat. *B* Anlage des Mesoderms und des Kanalsystems. *C* Bildung des Osculum und der Geisselkammern. *e* Ectoderm, *en* Entoderm, *m* Mesoderm, *o* Osculum, *p* Poren, *wk* Geisselkammer.

Durch wiederholte Theilungen des Eies entsteht eine freischwimmende Larve, eine Blastula. Es ist eine Blase, deren Wand aus einer einzigen Schicht von Geisselzellen besteht. Aus der Blastula wird durch Einstülpung eine Gastrula. Diese setzt sich mit dem Gastrulamund oder Blastoporus fest, welcher sich allmählich verengt und dann ganz schliesst. Zwischen Ectoderm und Entoderm wird Gallerte ausgeschieden und in diese wandern Zellen höchst wahrscheinlich vom Entoderm aus ein. So entsteht das bindegewebige Mesoderm. Zugleich bilden sich von dem Urdarm aus radiäre Ausstülpungen des Entoderms, welche gegen das Ectoderm zu in das Mesoderm hineinwachsen. Diese Ausstülpungen runden sich ab und werden zu den Geisselkammern (*wk*). Ihre Communication mit der Darmhöhle wird enger. Die Geisselkammern treten mit der Oberfläche in Verbindung, indem sich entweder (bei ganz oberflächlich gelagerten Kammern) durch Durchbrechung der darüber liegenden Membran Poren bilden, oder indem sich kurze Einstülpungen des Ectoderms bilden, die schliesslich die

Geisselkammern erreichen. Das Osculum entsteht am aboralen Pol durch Verlängerung der Darmhöhle und Durchbruch derselben nach aussen: Syconenstadium.

Nach diesen Beobachtungen würde das Epithel der Geisselkammern, der abführenden Kanäle und der centralen Höhle (Darmhöhle) entodermalen, das Plattenepithel an der Oberfläche des Körpers und das Epithel der zuleitenden Kanäle (wenigstens theilweise) ectodermalen Ursprungs sein.

Nach andern Forschern freilich wird beim Süsswasserschwamm das Ectoderm der Larve abgeworfen und der ganze erwachsene Schwamm geht aus dem Entoderm hervor.

Als durch die übereinstimmenden Beobachtungen mehrerer Forscher gesichert erscheint die Thatsache, dass die Schwammgastrula sich mit den Rändern des Blastoporus festsetzt. Das Osculum der Schwämme entspricht also weder dem Blastoporus der Gastrula, noch dem Munde der Coelenteraten. Die Porifera erscheinen demnach als eine einseitig entwickelte niedere Metazoen-Gruppe, die sich nicht direkt mit den übrigen Coelenteraten vergleichen lässt, sondern mit ihnen nur an der Wurzel zusammenhängt.

Litteratur.

O. Schmidt. *Die Spongien des Adriatischen Meeres. Leipzig* 1862. *Drei Supplemente* 1864 *bis* 1868.

Derselbe. Grundzüge einer Spongienfauna des atlantischen Gebietes. Leipzig 1870.

E. Haeckel. *Die Kalkschwämme.* 3 *Bde. Berlin* 1872.

O. Schmidt. *Die Spongienfauna des mexikanischen Meerbusens und des caraibischen Meeres. Jena* 1880.

F. E. Schulze. *Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Spongien, in Zeitschrift f. w. Zoologie. Bd.* 25—35. 1876—1881.

G. C. Vosmaer. *Porifera. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Leipzig* 1882.

N. Poléjaeff. *Report on the Calcarea in Chall. Exped. Rep. vol. VIII part XXIV. London* 1883.

F. E. Schulze. *Report on the Hexactinellidae. Chall. Exped. Rep. vol. XXI, part* 53. *London* 1887.

Vergleiche auch die ältern Werke und Abhandlungen von Grant, Lieberkühn und Bowerbank und neuere Untersuchungen von Zittel, Barrois, Keller, Heider, Marshall, Lendenfeld, Götte u. s. w.

III. Klasse. **Cnidaria, Nesselthiere.**

Systematische Uebersicht.

I. Unterklasse: **Hydrozoa.**

Prototyp: Hydropolyp oder Hydrula. Bei allen Hydrozoen fehlt ein ectodermaler Schlund, der Mund führt direkt in den entodermalen Darm. Gastralfilamente fehlen. Die Geschlechtsprodukte entstehen meist aus dem Ectoderm. Die Geschlechter sind gewöhnlich auf verschiedene Personen vertheilt.

I. Ordnung: Hydridae (Süsswasserpolypen).

Einzelpersonen oder kleine, aus wenigen gleichartigen Personen bestehende Stöckchen ohne Hüllen. Fortpflanzung ungeschlechtlich durch Knospung und geschlechtlich. Aus den Eiern gehen direkt wieder Hydren hervor. Hermaphroditen. Hydra, im süssen Wasser.

II. Ordnung: Hydromedusae.

Hydroidstöcke, die mindestens dimorph sind, da neben den gewöhnlichen sterilen Nährpolypen durch Knospung Geschlechtspersonen entstehen, die sich entweder als craspedote Medusen loslösen und frei herumschwimmen oder als medusoide Gonophoren mit dem Stocke vereinigt bleiben. Bei einer Reihe von Hydromedusen ist sodann die festsitzende Hydroidform unterdrückt, indem bei ihnen aus den befruchteten Eiern der craspedoten Meduse direkt wieder Medusen sich entwickeln. Die systematische Verwandtschaft der einzelnen Formen wird natürlich sowohl durch die Hydroidform, als durch die Medusenform bestimmt. Da die ganze Lebens- und Entwickelungsgeschichte nur von der Minderzahl der zahlreichen Arten ermittelt und von vielen Arten nur die Hydroidform, von andern nur die Medusenform bekannt ist, so ist zur Zeit ein natürliches System der Hydromedusen noch ein Desideratum.

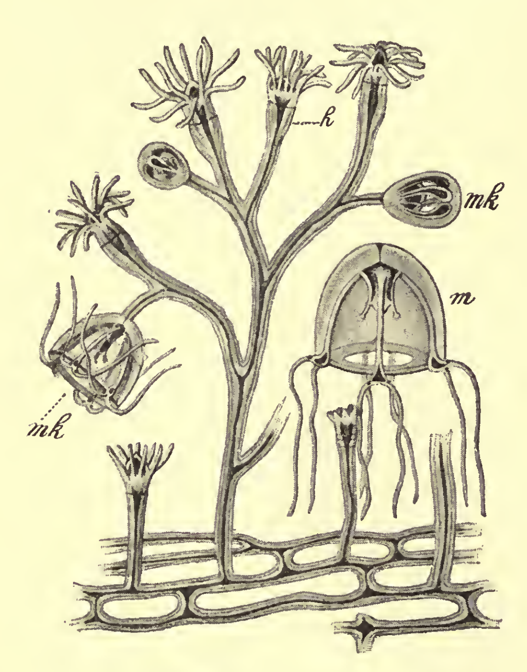


Fig. 62. **Bougainvillea ramosa,** nach Allman mit knospenden Medusen. *h* Nährpolypen, *mk* Medusenknospen, *m* losgelöste junge Meduse (**Margelis ramosa**).

Hydroidform.	Medusenform.
1. Unterordnung. Hydrocoralliae.	
Hydroidstöcke mit verkalktem Peridermskelet. Die Geschlechtsprodukte werden in Gonophoren erzeugt. Stylaster. Millepora.	Nicht vorhanden.

Hydroidform.	Medusenform.
2. Unterordnung.	
Tubularien.	Anthomedusae.
Nackte oder mit einer Chitinhülle (Periderm) bedeckte Hydroidstöckchen. Die Chitinhülle erweitert sich nie in der Umgebung der Polypenköpfchen zu einer becherförmigen Zelle. Bei manchen Formen sind die Medusen auf sich nicht loslösende Gonophoren reducirt.	Craspedote Medusen. Ohne Randbläschen und Otolithen mit Ocellen an der Tentakel-Basis. Gonaden in der äusseren Wand des Magenstiels. 4, selten 6 oder 8 Radialkanäle.

Beispiele.

Syncoryne Sarsii.	Sarsia tubulosa.
Podocoryne carnea.	Dysmorphosa carnea.
Eudendrium ramosum.	Lizusa octocilia.
Bougainvillea ramosa (Fig. 62).	Margelis ramosa (Fig. 62 *m*).
Stauridium cladonema.	Cladonema radiatum.
Cordylophora lacustris (im süssen Wasser).	fehlt.
Tubularia larynx.	fehlt.
unbekannt.	Ctenaria ctenophora.

3. Unterordnung.	
Campanarien.	Leptomedusae.
Hydroidstöckchen mit chitinigem Periderm, welches um die Polypenköpfchen sich zu Zellen erweitert, in die die Köpfchen mit den Tentakeln zurückgezogen werden können. Die Medusenknospen oder sessilen Gonophoren entstehen gewöhnlich zu Gruppen vereint an besondern, modifizirten, tentakel- und mundlosen Polypen (Gonangien).	„Craspedote Medusen, theils ohne, theils mit Randbläschen, letztere aus der Velum-Insertion entwickelt mit exodermalen Otolithenzellen. Ocellen an der Tentakelbasis bald vorhanden, bald fehlend. Gonaden stets im Verlaufe der Radiärkanäle. Zahl der Radialkanäle wechselnd, oft sehr viele.“

Beispiele.

Campanularia geniculata.	Obelia geniculata.
unbekannt.	Eucope campanulata Fig. 65, p. 74.
unbekannt.	Gastroblasta Raffaelii.
Campanulina tenuis.	Phialidium variabile.
unbekannt.	Aequorea Forskalea.
Laomedea caliculata.	fehlt.

In die Nähe der Campanarien werden gewöhnlich auch die Plumularien und Sertularien gestellt. Es sind dies zierlich verzweigte Hydroidstöckchen. Bei den erstern sitzen die die Nährpolypen umgebenden Hüllzellen einzeilig, bei den letztern zweizeilig gegenständig. Die Geschlechtsprodukte bilden sich in

Hydroidform.	Medusenform.
knospenartigen Auswüchsen (Gonophoren), die gewöhnlich gruppenweise an besonders umgebildeten mund- und tentakellosen Polypen entstehen und von einer chitinigen Peridermhülle umgeben sind. Man weiss ebensowenig, wie bei den Hydrocoralliae, ob diese Gonophoren rückgebildete und sessil bleibende Medusen oder einfach geschlechtlich differenzirte Hydropolypenknospen sind.	

4. Unterordnung.

Trachomedusae.

Hydroidform.	Medusenform.
Fehlt.	Craspedote Medusen mit Hörkölbchen, welche bald frei am Schirmrande stehen, bald in Hörbläschen eingeschlossen sind, mit entodermalen Otolithenzellen. Ocellen meist fehlend. Gonaden stets im Verlaufe der Radiärkanäle. Zahl der Radialkanäle bald 4, bald 6, bald 8, niemals mehr; oft zwischen denselben blinde Centripetal-Kanäle. Direkte Entwickelung mit Metamorphose Olindias Mülleri, Rhopalonema velatum, Aglantha digitalis, Geryonia proboscidalis, Carmarina hastata.

5. Unterordnung.

Narcomedusae.

Hydroidform.	Medusenform.
Fehlt.	Craspedote Medusen mit Hörkölbchen, welche stets frei am Schirmrande stehen, mit entodermalen Otolithenzellen. Ocellen meist fehlend. Tentakel in einiger Entfernung vom Schirmrande auf der Exumbrella inserirt, mit dem Schirmrande durch Spangen verbunden, welche ihn in eine Anzahl von Kragenlappen theilen. Gonaden am Magenstiel, sich von da an oft peripherisch in radialen Magentaschen ausbreitend. Radialkanäle bald fehlend, bald in Gestalt flacher radialer Magentaschen ausgebreitet. Ringkanal bisweilen obliterirt. Zahl der Tentakel, Lappen und Taschen unbestimmt und wechselnd, selten 4, meist 8 oder mehr bis 32. Entwickelung meist direkt, mit Metamorphose. Cunina, Pegantha, Aegineta, Aeginopsis, Solmaris.

III. Ordnung. Siphonophorae, Schwimmpolypen, Röhrenquallen.

Polymorphe, freischwimmende Hydrozoenstöcke, deren Einzelpersonen an specielle Funktionen angepasste, umgewandelte craspedote Medusen sind.

1. Unterordnung. Siphonanthae.

Die heteromorphen Einzelpersonen knospen an einem verschieden gestalteten Stamme, der dem Magenstiel einer Meduse vergleichbar ist.

1. Familie. Calyconectae ohne Pneumatophore und ohne Taster mit einer oder mehreren Schwimmglocken am obern Ende des Stammes. Die übrigen heteromorphen Einzelpersonen zu Gruppen (Cormidien) angeordnet, die sich als Eudoxien oder Ersaeen vom Stamme loslösen können. Praya (Fig. 85 p. 108), Diphyes, Abyla, Hippopodius.

2. Familie. Physonectae mit Pneumatophore, ohne Aurophore, mit mehreren Schwimmglocken und mit Tastern. Apolemia, Agalma, Anthemodes, Halistemma, Physophora, Forskalia.

3. Familie. Auronectae mit einer grossen Pneumatophore, unterhalb welcher ein Kranz von Schwimmglocken steht und in der dorsalen Mittellinie des letztern eine grosse medusoide gasabsondernde Luftglocke (Aurophore), die als eine umgewandelte Schwimmglocke zu betrachten ist. Stamm verkürzt und verdickt. Ohne Taster (?). Stephalia (Fig. 84 p. 107), Auralia, Rhodalia.

4. Familie. Cystonectae mit einer grossen Pneumatophore, ohne Aurophore. Schwimmglocken und Deckstücke fehlen. Rhizophysa, Physalia. (Stamm sehr verkürzt, unterhalb der Pneumatophore scheibenartig verdickt).

2. Unterordnung. Disconanthae.

Die heteromorphen Einzelpersonen sprossen an der Subumbrella einer Scheibe, welche eine vielkammerige Pneumatophore einschliesst und einem Medusenschirm zu vergleichen ist. Der Scheibenrand trägt einen Kranz zahlreicher Tentakel. In der Mitte der Subumbrella erhält sich der centrale Magenstiel als Haupt-Sipho.

5. Familie. Disconectae. Discalia, Porpita, Porpalia (Fig. 87 p. 112), Velella.

II. Unterklasse. **Scyphozoen.**

Prototyp: der Scyphopolyp oder die Scyphula. Bei den Scyphozoen findet sich ein ectodermaler Schlund. Gastralfilamente oder Mesenteralfilamente sind überall an den Septen oder Magenleisten vorhanden. Die Geschlechtsprodukte entstehen aus dem Entoderm. Die Geschlechter sind gewöhnlich auf verschiedene Personen vertheilt.

I. Ordnung. Anthozoa, Korallen.

Festsitzende Einzelpersonen oder Stöcke. Der Körper bleibt wesentlich auf der Stufe einer Scyphula stehen. Der ectodermale Schlund senkt sich in Form eines Rohres in die geräumige Darmhöhle ein, welche in seinem Umkreis in eine wechselnde Zahl durch Septen getrennter Taschen zerfällt. Die Septen setzen sich mit freiem innern Rande in der Darmhöhle auch gegen den aboralen Körpertheil fort.

A. Octocorallia.

1. Unterordnung. Alcyonaria, Fiederkorallen. Gewöhnlich mit 8 Septen und 8 gefiederten Tentakeln. Polypenstöcke von sehr mannigfaltiger Form. Skeletbildungen sehr verschiedenartig. Alcyonium, Pennatula, Kophobelemnon (Fig. 63), Gorgonia, Isis, Tubipora.

B. Tetracorallia.

2. Unterordnung. Rugosa. Zahl der Septen gross, ein Multiplum von 4. Mit Kalkskeleten. Fossile palaeozoische Formen.

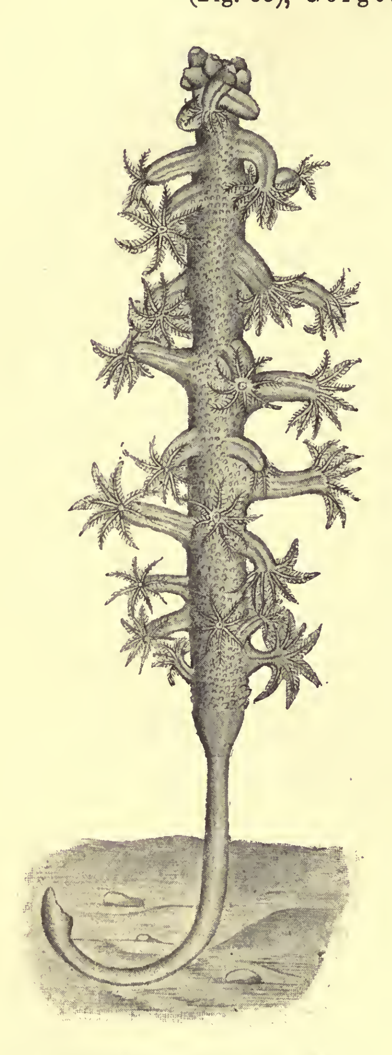


Fig. 63. Kophobelemnon Leuckartii.

C. Hexacorallia.

3. Unterordnung. Antipatharia, Hornkorallen. Mit 6 oder 24 einfachen Tentakeln. Stöcke mit hornigem Achsenskelet. Antipathes (6 Tentakel, nur 2 entwickelte Septen), Gerardia (24 Tentakel und Septen).

4. Unterordnung. Madreporaria, Steinkorallen. Meist Stöcke, seltener Einzelthiere mit stark entwickeltem Kalkskelet. 6 n einfache Tentakeln und Septen in grösserer Zahl und verschiedener Anordnung vorhanden. Madrepora, Astroides, Fungia, Astraea, Maeandrina, Cladocora, Caryophyllia, Flabellum.

5. Unterordnung. Actinaria, Fleischkorallen. Meist Einzelpersonen mit 6 n Tentakeln und Septen in meist beträchtlicher Zahl und verschiedener Anordnung. Ohne Skelet. Cerianthus, Zoanthus, Actinia, Anemonia, Adamsia, Edwardsia.

II. Ordnung. Scyphomedusae (Acraspedae).

Meist freischwimmende Einzelpersonen von glocken- oder scheibenförmiger Gestalt, bei denen die mesodermale Stützlamelle zu einer mäch-

tigen Gallertmasse entwickelt ist. Der ectodermale Schlund liegt meist im Innern eines aus der Mitte der Subumbrella herunterhängenden Magenstieles. Die 4 Radialtaschen der Scyphula sind bei den höheren Formen rückgebildet. Die exumbrale und die subumbrale Wand des Kranzdarmes verwachsen dann derartig, dass nur ein verschiedenartig ausgebildetes System von radiären Gastrokanälen übrig bleibt. Mit Büscheln von Gastralfilamenten. Ein echtes Velum fehlt, dafür sind Randlappen mit Fortsätzen des Gastrokanalsystems vorhanden.

A. Medusen mit hochgewölbtem Schirm; die 4 radialen Magentaschen und die sie trennenden Septa mehr oder weniger deutlich erhalten.

1. Unterordnung. Stauromedusae. 4 Septen erhalten (Lucernaria) oder auf 4 Knoten reducirt (Tessera), 4 oder 8 Gonaden in der Subumbralwand der 4 Magentaschen; ohne Sinneskolben. Lucernarien (festsitzend, mit 8, je ein Tentakelbüschel tragenden Randlappen). Tessera (frei, ohne deutliche Randlappen, mit 8 Tentakeln.

2. Unterordnung. Peromedusae. Die 4 Septen auf 4 Knoten reduzirt, dementsprechend die 4 Magentaschen zu einem Ringsinus vereinigt. 8 Gonaden an der Subumbralwand des Ringsinus. Mit 4 interradialen Sinneskolben. 8 oder 16 Randlappen, 4 oder 12 Tentakel. Pericolpa, Periphylla.

3. Unterordnung. Cubomedusae (Charybdeidae). 4 Septen erhalten. 4 Paar Gonaden an den Septen, frei in die Magentaschen hineinragend. Mit 4 perradialen Sinneskolben, welche ein Hörkölbchen mit entodermalen Otolithensack enthalten und ein oder mehrere Augen tragen. 4 interradiale Tentakel oder Tentakelbüschel. Meist mit Velarium. Charybdea, Chirodropus.

B. Medusen mit flachem, scheibenförmigem Schirm. Die 4 primären Magentaschen der Scyphula durch Schwund der Septen rückgebildet, statt deren 8, 16, 32 oder mehr breitere oder schmälere, oft verästelte oder anastomosirende Radiärkanäle, als Ueberbleibsel bei der Verwachsung der subumbralen und der exumbralen Kranzdarmwand. Als Reste der Septen erhalten sich die 4 interradialen Magenleisten oder Taeniolen, welche die Phacellen oder Büschel von Gastralfilamenten tragen. Entwicklung entweder direkt mit Metamorphose oder mit Generationwechsel. In letzterem Falle geht aus der Gastrula eine festsitzende Scyphula hervor, die sich zu einer jungen festsitzenden Meduse (Scyphistoma) entwickelt. Diese vermehrt sich meist durch eine Art successiver Theilung oder Knospung (Strobilation). Die abgeschnürten Medusen (Ephyren) verwandeln sich durch Metamorphose in die erwachsene Form.

4. Unterordnung. Discomedusae, Scheibenquallen.

1. Familie. Cannostomae. Mit einfachem Mundrohr, ohne Mundarme, mit quadratischem Mund und kurzen soliden Tentakeln. Nausithoë. (Fig. 67 p. 77.)

2. Familie. Semostomae. Mit 4 langen, fahnenförmigen Mundarmen und kreuzförmigem Mund. Mit langen, hohlen Tentakeln. Pelagia noctiluca, Cyanea, Aurelia aurita.

3. Familie. Rhizostomae. Mund verwachsen. Mit zahlreichen Saugmündchen an den 8 langen wurzelförmigen Mundarmen; ohne

Tentakel. Cassiopea, Pilema (Rhizostoma), Cotylorhiza, Crambessa, Cannorhiza. (Fig. 70 p. 84.)

III. Unterklasse. **Ctenophorae, Rippenquallen.**

Cnidarien mit Sinneskörper am aboralen Pole; mit 8 meridionalen Reihen von Wimperplättchen, mit ectodermalem Schlund. Ohne Gastralfilamente. Entwickelung direkt ohne Generationswechsel. Mesodermale Gallerte stark entwickelt, mit Muskeln, Nerven und Bindegewebselementen. Hermaphroditen.

I. Ordnung. Tentaculata. Mit 2 in Taschen zurückziehbaren einzeilig gefiederten Fangfäden in den lateralen Perradien. Gastrokanäle blind endigend.

1. Familie. Cydippidae. Körper kugelig oder eiförmig. Hormiphora. (Fig. 68 p. 79.)
2. Familie. Lobatae. Körper in der Lateralebene comprimirt, mit zwei Mundlappen in der Medianebene. Eucharis.
3. Familie. Cestidae. Körper bandförmig, in der Lateralebene comprimirt, ohne Mundlappen. Cestus.

II. Ordnung. Nuda. Ohne Fangfäden. Mund weit, Schlund sehr geräumig. Gastrokanäle stark verästelt und anastomosirend.

4. Familie. Beroidae. Beroë.

Die Hydrozoen und Scyphozoen stammen wahrscheinlich von festsitzenden Formen ab, die sich von mit dem aboralen Pole festsitzenden Gastrulen nur durch den Besitz von circumoralen Tentakeln (Hydrozoen) oder ausserdem noch durch die Bildung eines ectodermalen Schlundes (Scyphozoen) unterscheiden. Als Zeichen dieser Abstammung (die wir noch bei den freischwimmenden Hydromedusen und Scyphomedusen antreffen) betrachten wir den strahligen Bau und das Fehlen irgendwelcher Organe an der aboralen Körperseite (Exumbrella), d. h. an dem Körpertheile, mit welchem die sedentären Formen befestigt sind; ferner im Zusammenhang damit die Thatsache, dass sehr viele Hydromedusen und manche Scyphomedusen in ihrer Entwickelung entsprechende festsitzende Jugendzustände durchlaufen. Was die Ctenophoren anbetrifft, so erscheint ihre Abstammung von festsitzendeu Formen, wie überhaupt ihre Stellung innerhalb der Cnidarien sehr problematisch. Das Vorhandensein des complizirt gebauten Sinneskörpers am aboralen Pol und das constante Vorkommen von 8 Ruderplättchenreihen mit daran angepasster Gastrokanalanordnung und die bedeutende Abweichung vom streng radiären Typus, weisen darauf hin, dass bei ihnen die schwimmende Lebensweise jedenfalls sehr alt ist.

I. Allgemeines.

Man wird die verschiedenartige Ausbildung der Organisation der Cnidarien verstehen, wenn man sich klar macht, dass sie in allen Fällen auf eine des folgenden Gestaltungsformen zurückzuführen ist.

Die einfachste Form, von der sich alle andern ableiten lassen, ist die des **Hydropolypen** oder der **Hydrula**.

Ein Hydropolyp (Fig. 64 A) (Typus Hydra) ist eine schlauchförmige Gastrula, die mit dem (der Mundöffnung entgegengesetzten) aboralen Pole festsitzt und im Umkreis des Mundes hohle Tentakel als

Ausstülpungen der Leibeswand besitzt. Die Darmhöhle setzt sich in die Tentakel fort. Zwischen Entoderm und Ectoderm findet sich eine structurlose Stützmembran (*sl*).

Aus dem Hydropolypen kann durch Anpassung an die freischwimmende Lebensweise eine höher entwickelte Form, die craspedote Meduse (Fig. 64 B) hervorgehen. Der aborale Körpertheil des Hydropolypen (vom aboralen festsitzenden Pol bis zu den Tentakeln) breitet sich schirm- oder glockenförmig aus und wird zur Exumbrella der Meduse.

Der orale Körpertheil (von den Tentakeln bis zum Mund) breitet sich ebenfalls aus, vertieft sich concav und wird zur Subumbrella. So erhalten wir einen convex-concaven Körper, an dessen kreisförmigem Rande die Tentakel strahlenförmig angeordnet sind (Fig. 65 *A*). In der Mitte der concaven Seite liegt der Mund, und zwar meist an der Spitze einer Hervorragung (Magenstiel, Magenschlauch).

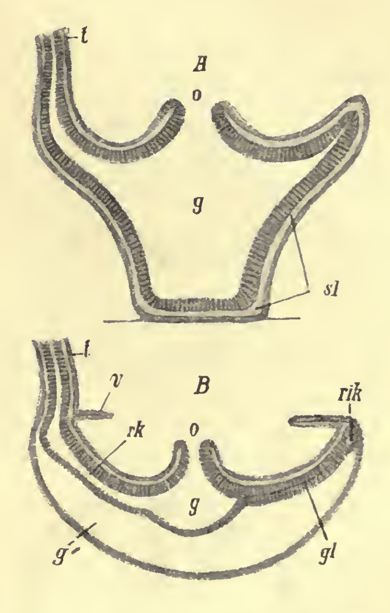


Fig. 64. ***A*** **Schema eines Hydropolypen** (Längsschnitt); ***B*** **einer craspedoten Meduse.** *o* Mund, *g* Darmhöhle, *t* Tentakel, *sl* Stützlamelle, *g'* Gallerte zwischen Ectoderm und Entoderm, *rk* Radialkanal, *gl* Gefässlamelle oder Cathammalplatte, *v* Velum, *rik* Ringkanal.

Die Stützmembran des Hydropolypen verdickt sich stark und wird zur Gallertscheibe der Meduse, einem elastischen, passiven Bewegungs- und Stützorgan. Indem die verdickte Basalmembran des oralen Körpertheils mit derjenigen des aboralen Körpertheils in grosser Ausdehnung — unter Verdrängung des dazwischen liegenden Darmraumes — verschmilzt, wird der ursprünglich in der ganzen Fläche der Scheibe entwickelte Darmraum beträchtlich reducirt. Es erhalten sich nur: 1. Der Hohlraum des Magenstieles, in den der Mund hineinführt.

2. Ein centraler Magen über dem Mundstiel. Diese beiden Theile bilden den Hauptdarm.

3. Ein peripherer Kanal am Rande der Scheibe (der Ringkanal), welcher sich in die Tentakel fortsetzt.

4. Radiär angeordnete Verbindungskanäle zwischen dem centralen Magen und dem peripherischen Ringkanal. Diese Kanäle werden zu ernährenden Gastrokanälen, welche gleichsam die Rolle von fehlenden Blutgefässen spielen und den Organen am Rande der Scheibe die Nahrung vom centralen Magen zuführen. Diese beiden letztern Theile bilden den Kranzdarm.

Bei einigen craspedoten Medusen bleiben nicht nur die Radiärkanäle und der Ringkanal erhalten, sondern es bleibt das Entoderm vom Centrum bis zur Peripherie bestehen, nur werden seine beiden Schichten durch die stark entwickelte orale oder subumbrellare und

aborale oder exumbrellare Gallerte aneinandergepresst und bilden die sogenannte Gefässlamelle oder Cathammalplatte. Die Schichten derselben weichen nur an radiär verlaufenden Streifen so auseinander, dass sie ein Lumen, das Lumen der Radiärkanäle, begrenzen.

Die Radiärkanäle sind bei einfachen Medusen in der 4-Zahl vorhanden und kreuzweise gestellt. Die Radien, in denen sie liegen, werden als Perradien bezeichnet. (Fig. 65 A *a—b*.)

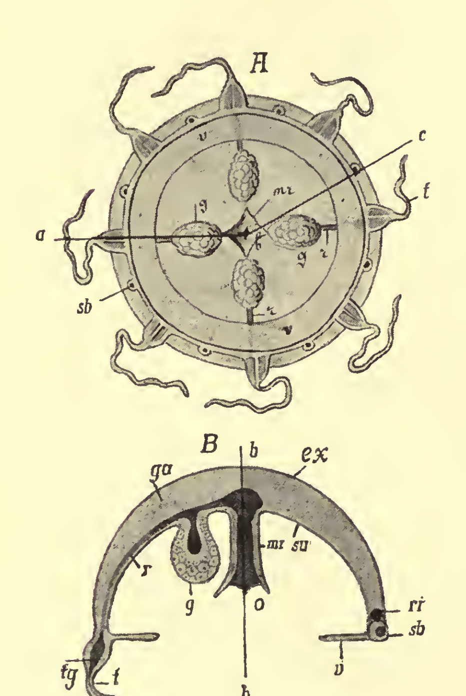


Fig. 65. **Eucope campanulata,** z. Th. nach HAECKEL. *A* von der Fläche. *B* Durchschnitt in der Richtung *a—b—c* der Fig. *A*. *a—b* Perradius, *b—c* Adradius, *t* Tentakel, *sb* Randbläschen, *g* Gonaden, *mr* Magenstiel, *r* Radialkanäle, *v* Velum, *ri* Ringkanal, *ex* Exumbrella, *su* Subumbrella, *ga* Gallerte, *tg* Tentakelgefäss, *b—b* Hauptachse.

Um die Lage anderer Tentakel und Radiärkanäle, welche zu den 4 perradialen hinzukommen können, und anderer Organe zu bestimmen, bezeichnet man die genau in der Mitte zwischen den 4 Perradien gelegenen Radien als Interradien.

In der Mitte zwischen den 4 Perradien und 4 Interradien liegen die 8 Adradien (*b—c*) und in der Mitte zwischen den 8 ersteren und den 8 letztern die 16 Subradien.

Vom Rande der Scheibe springt eine dünne, muskulöse Membran diaphragmaartig in die Subumbrellarhöhle vor, es ist dies das Velum (*v*), ein Hauptbewegungsorgan der craspedoten Medusen.

Am Rande der Scheibe finden sich ausserdem noch manche Organe, von denen folgende die wichtigsten sind:

1. ein doppelter Nervenring,
2. Randbläschen,
3. Augenflecken,
4. ein Nesselring.

Von diesen Organen werden wir später sprechen.

Die Ableitung der Medusenform aus der Hydropolypform erscheint um so mehr gerechtfertigt, als die Meduse bei vielen Abtheilungen in der individuellen Entwickelung durch seitliche Knospung aus einem Hydropolypen hervorgeht. Sie stellt dann eine besonders entwickelte Knospe dar, welche die Aufgabe hat, die Geschlechtsprodukte zu bilden und räumlich zu verbreiten.

Der **Scyphopolyp** oder die **Scyphula** (Typus: Lucernaria oder eine einfache Korallenperson) ist die Ausgangsform für die Abtheilung der Scyphozoen, wie der Hydropolyp für die Hydrozoen. Er unterscheidet sich von dem Hydropolypen dadurch, dass

am oralen Pole sich die Umgebung des Mundes zur Bildung eines Schlundrohres in die Darmhöhle einsenkt. (Fig. 99 p. 129.) Das dieses Schlundrohr innen auskleidende Epithel ist also ectodermal. Um das Schlundrohr herum zerfällt die Darmhöhle in 4, 6 oder 8 durch Scheidewände getrennte Taschen; diese Scheidewände setzen sich als frei in die Darmhöhle hineinragende, mit Mesenterialwülsten oder mit Gastralfilamenten besetzte Septen oder Taeniolen an der Leibeswand auch gegen den aboralen Körpertheil fort.

Auf der Stufe der Scyphopolypen verharren im Wesentlichen alle Korallen. (Fig. 66; Fig. 82 p. 105.)

Typisch für dieselben ist die cylindrische oder umgekehrt abgestutzt kegelförmige Gestalt. Der Körper hat eine Aussenwand und zwei annähernd runde Endflächen: eine aborale, die Fussscheibe, mit der das Thier festsitzt, und eine orale, die Mundscheibe, auf welcher (besonders am Rande) die hohlen Tentakel stehen. In der Mitte der Mundscheibe liegt der meist spaltförmig ausgezogene äussere Mund.

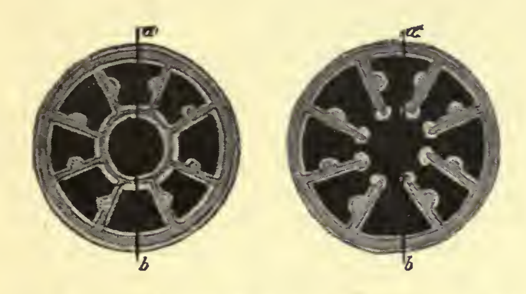


Fig. 66. Schematische Querschnitte durch eine Korallenperson, links in der Höhe des Schlundes, rechts in der Höhe der Gastralhöhle. *a* — *b* Richtung der Symmetrieebene.

Der äussere Mund führt dem Schema des Scyphopolypen entsprechend, nicht direkt in die mit Entoderm ausgekleidete Darmhöhle, sondern in ein Rohr, das durch eine Einstülpung von aussen entstanden und also innen von Ectoderm ausgekleidet ist. Dieses Rohr (Schlundrohr, Stomodaeum) ist an beiden Enden offen. Die eine Oeffnung (der äussere Mund) führt nach aussen, die andere Oeffnung (die Darmpforte) führt in die geräumige Darmhöhle hinein.

Die Wand des Körpers besteht aus dem Ectoderm und Entoderm, zwischen welche sich noch eine mittlere solide Lage einschiebt, von der wir später sprechen werden. Das Entoderm und die mittlere Lage erheben sich von der Leibeswand in senkrechten, in die Darmhöhle hineinragenden, den Körper der Länge nach durchziehenden Falten, den Septen. Diese Septen dringen in der Gegend des Schlundrohres bis zu diesem vor und verschmelzen mit ihm, so dass hier die Darmhöhle durch die Septen in radial um die Schlundröhre gelagerte Kammern oder Taschen eingetheilt erscheint. (Fig. 66 links.)

Im übrigen Theile des Körpers (Fig. 66 rechts) ragen die Septen mit freien innern Rändern in die Darmhöhle vor, die also hier in einen centralen Theil und in radiäre, durch die Septen getrennte Nischen (den Gastrokanälen der übrigen Cnidarien analog) eingetheilt erscheint. Diese Nischen setzen sich in der Gegend des Schlundrohrs direkt in die radialen Taschen zwischen Schlundrohr und Leibeswand fort und diese Taschen selbst wieder in die axialen Höhlen der innen mit Entoderm ausgekleideten Tentakel. (Vergl. Fig. 82 p. 105.) Die Axialhöhlen der Tentakel öffnen sich bisweilen an deren Spitze mit einem Porus nach aussen.

Die Zahl der Tentakel entspricht im Allgemeinen der Zahl der Septen. Die *Octocorallia* haben 8 Septen und 8 alternirend mit ihnen gestellte Tentakel. Die *Tetracorallia* besitzen gewöhnlich eine grosse Zahl von Septen, welche immer einem Multiplum von 4 entspricht. Die *Hexacorallia* besitzen 6 oder 6 n Scheidewände und Tentakel, die in bestimmter hier nicht zu schildernder Weise angeordnet sind. Nur ganz im Allgemeinen kann man sagen, dass die ältesten Septen am weitesten, die jüngsten am wenigsten weit gegen die Axe des Körpers vorragen.

Die meisten Korallen sind nicht streng radiär gebaut, es lässt sich vielmehr sehr oft anatomisch und entwickelungsgeschichtlich eine bilateral-symmetrische Anordnung der Körpertheile nachweisen. Schon die häufig spaltförmige Gestalt des Mundes ergiebt eine Abweichung vom strahligen Bau. Eine in der Hauptaxe des Körpers in der Längsrichtung des Mundes liegende Ebene (Fig. 66 *a—b*) kann man in der That als Medianebene bezeichnen, welche einzig und allein den Körper in 2 spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt.

Wie eine genauere Untersuchung der Ontogenie gezeigt hat, legen sich (z. B. bei Hexacorallia) zunächst 2 einander rechts und links gegenüberliegende Septen an, welche die Gastralhöhle in 2 ungleich grosse Abtheilungen unvollständig trennen. Darauf legen sich in der grössern, meinetwegen vordern Abtheilung 2 neue Septen symmetrisch an; dann 2 symmetrische Septen in der hintern Abtheilung. Das Auftreten der übrigen Septen geschieht nun durchaus nicht bei allen Anthozoen nach einem und demselben einfachen Schema. (Bei den meisten Actinarien entstehen die übrigen Septen paarweise je in einem Zwischenraum zwischen 2 ältern Septen). Nur ganz im Allgemeinen kann man sagen, dass die Septen um so weiter gegen die Hauptaxse der Koralle vorragen, je älter sie sind. Auch die Tentakel entstehen symmetrisch zur Medianebene über den zwischen 2 benachbarten Septen liegenden Interseptalräumen der Gastralhöhlen.

Am freien innern Rande der Septen inseriren sich bei allen Korallen die *Mesenterialwülste* oder *Mesenterialfilamente*.

Wie auf den Hydropolypen oder die Hydrula die freischwimmende craspedote Meduse zurückgeführt werden kann, so lässt sich die freischwimmende *acraspede* oder *Scypho-Meduse* (Fig. 67 und Fig. 70 p. 84) von dem *Scyphopolypen* oder der *Scyphula* ableiten. Die niedern Acraspeden mit hochgewölbtem, oft becherförmigem Körper unterscheiden sich nur wenig von der Scyphula, und wir treffen unter ihnen noch festsitzende Formen (z. B. die Lucernarien). Die 4 radiären, durch Septen getrennten Magentaschen sind noch vorhanden oder sie fliessen in einen grossen Ringsinus zusammen, indem die Septen sich auf 4 knotenförmige Verbindungen der subumbralen und exumbralen Magenwand beschränken, zwischen denen hindurch der Ringsinus mit dem Centralmagen in weiter, offener Communication steht. Auch setzen sich die 4, *Phacellen* oder *Büschel von Gastralfilamenten* tragenden Septen als *Magenleisten* oder *Taeniolen* an der exumbralen Darmwand gegen den aboralen Körperpol fort. Bei den höhern Acraspeden, den *Discomedusen*, legen sich die exumbralen und subumbralen Wandungen des Kranzdarmes (Ringsinus) aneinander, so dass auch hier wieder eine *Cathammalplatte* entsteht, in welcher als Reste des anfänglichen Ringsinus mannigfach gestaltete Radiärkanäle und Radiärtaschen zurückbleiben, an denen die beiden

Schichten der Cathammalplatte auseinanderweichen, das Lumen der erwähnten Kanäle zwischen sich lassend. Die Ableitung auch der Discomedusen von einer Scyphulaform wird ferner gerechtfertigt durch die Thatsache, dass bei manchen von ihnen die Scyphula als festsitzendes Jugendstadium auftritt (Fig. 99 p. 129).

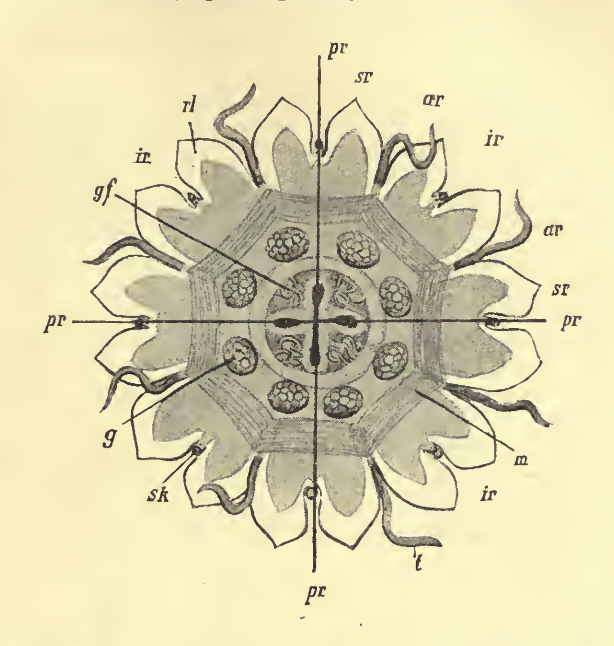


Fig. 67. **Nausithoë.** *pr* Perradien, *ir* Interradien, *ar* Adradien, *sr* Subradien, *rl* Randlappen, *t* Tentakel, *gf* Gastralfilamente, *m* Kranzmuskel der Subumbrella, *sk* Sinneskolben (Rhopalien), *g* Geschlechtsdrüsen (Gonaden); in der Mitte das Mundkreuz.

Die 3. Hauptform der Cnidarien ist die **Ctenophore** oder **Rippenqualle** (Fig. 68). Ihr Körper stellt ein Ovoid dar mit einer ungleichpoligen Hauptaxe, welche die beiden Pole des Ovoides verbindet. An dem einen Pole der Hauptaxe (dem oralen) liegt der Mund. Den entgegengesetzten Pol bezeichnen wir, wie bei den übrigen Cnidarien, als aboralen Pol.

Die Mundöffnung führt in eine geräumige in der Hauptaxe liegende Höhle, die ontogenetisch durch eine Einstülpung von aussen entsteht und wie das Schlundrohr der Scyphozoen von Ectoderm ausgekleidet ist. Wir bezeichnen diese Höhle als Schlundhöhle (Magen der Autoren) (*s*).

Die Schlundhöhle ist in ihrem Umkreise nicht rund oder strahlig, sondern stark abgeplattet; ihr Lumen erscheint auf einem Querschnitt wie ein Spalt. Darin finden wir schon die erste Abweichung vom radiären Körperbau der Medusen. Eine Ebene, welche in der Richtung des plattgedrückten Schlundrohres verläuft und in der die Hauptaxe liegt, nennen wir die Medianebene (*c—d*).

Aus dem Schlundrohr gelangen wir durch eine zweite Oeffnung in eine darüber gelegene, kleinere, von Entoderm ausgekleidete Höhle, den Magen (*m*). Der Magen ist senkrecht auf die Hauptaxe und die Medianebene verlängert, bildet also bei Betrachtung des Thieres vom aboralen oder

auch vom oralen Pole aus ein Kreuz mit dem Schlunde. Eine durch die Hauptaxe in der Richtung des Magens gelegte Ebene steht senkrecht auf der Medianebene, wir bezeichnen sie als Lateralebene (*e—f*).

Median- und Lateralebene kreuzen sich also rechtwinklig in der Hauptaxe. Ihnen entsprechen zwei Kreuzaxen, welche rechtwinklig auf einander und auf der Hauptaxe stehen — ähnlich wie die Kreuzaxen der Medusen, von denen jede aus 2 gegenüberliegenden Perradien besteht.

Während nun aber bei den radiären Medusen die Kreuzaxen unter sich vollständig gleich sind und die durch sie in die Hauptaxe gelegten Ebenen den Körper in 4 vollständig congruente Quadranten zerlegen, sind die beiden Kreuzaxen bei den Ctenophoren einander nicht gleichwerthig und die Lateral- und Medianebenen zerlegen den Körper in 4 Quadranten, von denen nur die 2 einander diametral gegenüberliegenden einander congruent sind. Eine jede der beiden Ebenen allein aber theilt den Körper in 2 congruente Hälften.

Am aboralen Pole liegt bei den Ctenophoren im Gegensatz zu allen übrigen Coelenteraten ein complicirt gebautes Sinnesorgan: der Sinneskörper, welcher seinem Bau nach am besten als ein Gehörorgan bezeichnet wird, vielleicht aber zur Regulirung der Lage des Körpers im Wasser dient.

Von der Nähe des aboralen Poles bis zur Nähe des oralen Poles verlaufen an der Oberfläche des Körpers in 8 Meridianen 8 Reihen von Schwimmplättchen, die sogenannten Rippen (*r*). Wenn wir die bei den Medusen üblichen Bezeichnungen anwenden wollen, so sind diese Rippen adradial gelagert.

Zwischen Schlund und Magen einerseits und der äussern Haut anderseits findet sich eine bei den meisten Ctenophoren stark entwickelte Gallerte, in welcher verschiedene Gewebselemente eingebettet liegen.

Vom Magen aus entspringen, ähnlich den Radialkanälen der Medusen (oder den radiären Magentaschen der Korallen) von Entoderm ausgekleidete Gastrokanäle, die in verschiedenem Verlaufe durch die Gallerte hindurch gegen die Oberfläche des Körpers vordringen. Wir können 4 Arten solcher Kanäle unterscheiden.

A. 4 Kanäle, welche gewissermaassen interradial aus dem Magen entspringen. Ein jeder dieser Kanäle spaltet sich dichotomisch; so entstehen 8 adradiale Kanäle, diese verlaufen an die Rippen, wo sie in ebenso viele unter den Rippen verlaufende adradiale Meridian- oder Rippengefässe einmünden.

B. 2 Kanäle, welche perradial, und zwar in der Lateralebene (d. h. in den lateralen Perradien) der Breitseite des Schlundes entlang gegen den oralen Pol verlaufen und dort blind endigen, die Schlundgefässe (Magengefässe der Autoren) (*sg.*)

C. 2 Kanäle, welche perradial, und zwar in der Lateralebene (d. h. in den lateralen Perradien) entspringen und an die Wand der Tentakeltaschen herantreten (Tentakelgefässe) (*tg*).

D. Ein unpaarer Kanal (*ag*), der in der Hauptaxe des Körpers gegen den aboralen Pol verläuft und sich unter dem Sinneskörper in 2 Aeste spaltet, die in den medianen Perradien liegen. Ein jeder dieser Aeste spaltet sich wieder in 2, so kommen 4 interradiale Aestchen zu stande, von denen gewöhnlich 2 diametral gegenüberliegende sich am Sinnespol nach aussen öffnen, während die andern mit den erstern

kreuzweise gestellten blind endigen. Seltener münden alle 4 Aeste nach aussen. Der Sinneskörper liegt zwischen diesen 4 Aesten des aboralen Gefässes (Trichtergefäss der Autoren).

Bei vielen Ctenophoren sind ferner noch 2 solide, gefiederte Tentakel entwickelt, in welche sich das Gastrokanalsystem nicht fortsetzt. Bei ganz jungen Thieren liegen diese Tentakel in der Nähe des aboralen Poles, später aber rücken sie mehr gegen den oralen Pol.

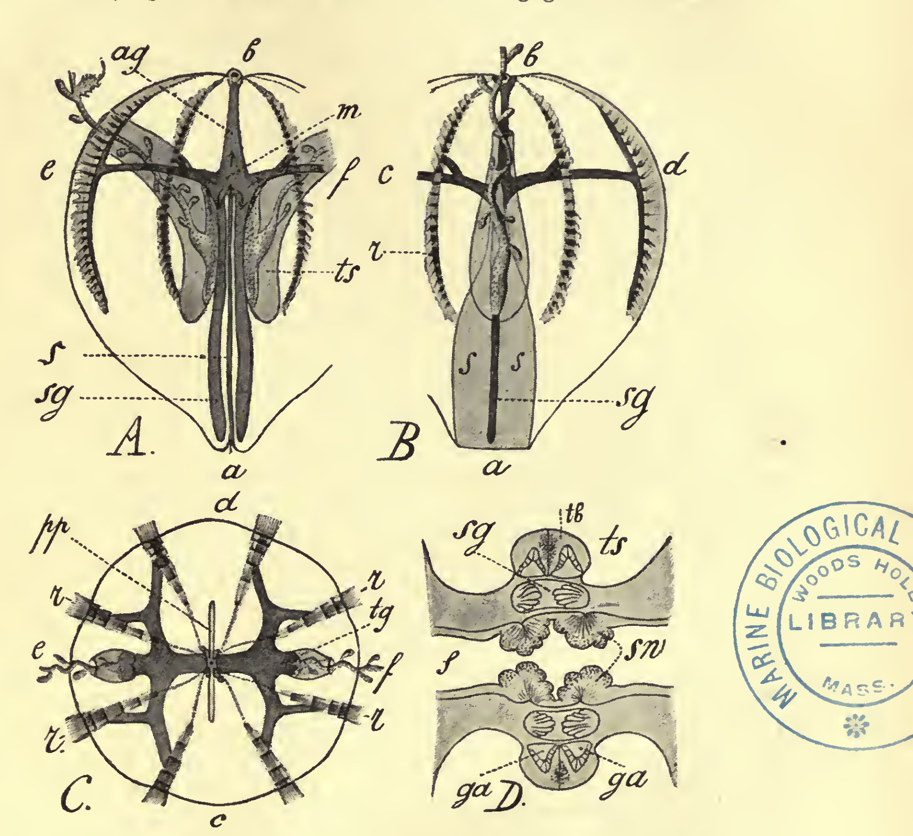


Fig. 68. **Hormiphora plumosa,** nach Chun. ***A*** und ***B*** von der Seite, ***A*** von der Richtung *c—d* in Fig. ***C***, ***B*** von der Richtung *e—f* in Fig. ***C*** gesehen. ***C*** vom aboralen oder Sinnespol aus gesehen. *a—b* Hauptaxe, *c—d* Richtung der Medianebene, *e—f* Richtung der Lateralebene, *a* oraler, *b* aboraler Pol, *m* Magen, *s* Schlund, *sg* Schlundgefässe, *tg* Tentakelgefässe, *ag* aborales Gefäss, *r* Rippen, *ts* Tentakelscheide, *pp* Polplatten. ***D*** Stück eines Querschnittes durch den Schlund *s*. *tb* Tentakelbasis, *sw* Schlundwülste, *ga* Aeste des Tentakelgefässes.

Die Tentakel inseriren sich im Grunde sackförmiger Einsenkungen der äussern Haut, der sogenannten Tentakelscheiden (*ts*), in welche sie zurückgezogen werden können. Sie liegen in den lateralen Perradien.

Bei vielen Ctenophoren ist der Körper auf dem Querschnitt rund, bei andern ist er entweder in der Lateral- oder in der Medianebene comprimirt. Ersteres ist bei den Cestiden so sehr der Fall, dass der Körper in der Medianebene zu einem langen Bande ausgezogen erscheint.

Vergleichen wir nun die Ctenophorenform mit den übrigen Cnidarienformen, so fallen uns sofort wichtige Unterschiede auf. Die Ctenophoren weichen in eigenthümlicher Weise — doch nach einer andern Richtung hin als die Korallen — von der rein strahligen Grundform ab, indem die beiden Kreuzaxen ungleich werden. Mit den Scyphozoen stimmen sie in dem Besitze eines ectodermalen Schlundes überein, weichen aber sonst stark von ihnen ab.

Nach der Ansicht einiger Forscher müssen die Ctenophoren von craspedoten Medusen abgeleitet werden. Der Uebergang von der einen Gruppe zu der andern würde veranschaulicht durch eine interessante Cladonemide: Ctenaria ctenophora. Bei dieser ist der Schirm sehr gewölbt, die Subumbrella sehr vertieft. Aus dem Magen entspringen 4 Radiärkanäle die sich gablig in 8 adradiale Kanäle theilen. Es finden sich nur 2 gefiederte, perradial gelegene Tentakel. Wir brauchen blos zu sagen, dass die Subumbrellarhöhle der Ctenaria der Schlundhöhle der Ctenophoren verglichen wird. Die weitern Homologien (oder Analogien?) im Gastrokanalsystem und den Tentakeln ergeben sich dann von selbst.

II. Das Körperepithel.

Eine scharfe histologische Sonderung des ectodermalen Epithels, welches den Körper aller Cnidarien aussen continuirlich überzieht, von dem entodermalen Gastrokanalepithel ist nicht durchzuführen. Entoderm und Ectoderm finden wir hier in ihren histologischen Leistungen noch in einem ziemlich indifferenten Zustande, was am deutlichsten aus der Thatsache erhellt, dass das Entoderm bei einigen Gruppen Nerven- und Muskelelemente und Nesselzellen liefern kann. Es sind dies Gewebselemente, die bei den höhern Thieren fast ausschliesslich aus und in dem Ectoderm entstehen.

Charakteristisch für das Körperepithel der Cnidarien sind seine engen Beziehungen zu dem Nerven- und dem Muskelsystem. Die Elemente dieser Systeme nehmen häufig noch wie die übrigen Ectodermzellen an der Begrenzung der äussern Körperoberfläche Theil; oder sie liegen etwas tiefer zwischen die übrigen Epithelzellen eingekeilt. Schliesslich finden wir sie bei manchen Cnidarien dicht unterhalb des Körperepithels, aber oft noch ausserhalb der das Ectoderm vom Entoderm scheidenden Stützmembran.

Das Körperepithel ist entweder nackt, oder es kann über geringere oder grössere Strecken mit Cilien oder Geisselhaaren bedeckt sein. Die in 8 meridianen Reihen angeordneten Schwimm- oder Ruderplättchen der Ctenophoren bestehen aus mit einander verkitteten Cilien.

Im Körperepithel aller Cnidarien mit Ausnahme der Ctenophoren finden wir als sehr charakteristische Elemente die Nesselzellen (Fig. 69 a, b). Diese Nesselzellen enthalten in ihrem Innern eine Nesselkapsel mit spiralig aufgerolltem, oft Widerhaken tragendem Faden, der bei einer Reizung der Haut ausgestülpt und hervorgeschleudert werden kann und eine nesselnde Wirkung hervorbringt.

Die Nesselkapseln oder Nematocysten sind mikroskopische Kleborgane und zugleich Schutz- und Angriffswaffen der Cnidarien. Sie finden sich besonders zahlreich an exponirten Körperstellen und an Organen, die zum Erfassen der Beute dienen: um den Mund, an den Tentakeln, am Scheibenrande der Medusen. An den Tentakeln von Hydro- und Scypho-

medusen, besonders aber an den sogenannten Fangfäden der Siphonophoren sind sie haufenweise zu „Nesselknöpfen“ oder „Nesselbatterien“ angesammelt.

Im Körperepithel der Ctenophoren kommen eigenthümliche Klebzellen (Fig. 69 c) mit höckriger und klebriger Oberfläche vor. Ihre Basis verlängert sich in einen spiralig gewundenen contractilen Faden.

Neben den Nerven-, Sinnes-, Muskel-, Nessel-, Flimmer-, Geissel- und Deckzellen finden sich bei manchen Cnidarien, besonders reichlich bei Ctenophoren, noch verschiedenartige Drüsen- und Pigmentzellen im Körperepithel.

III. Das Gastrovascularsystem.

Das Gastrovascularsystem ist in seinem allgemeinen Verhalten schon in der allgemeinen Uebersicht besprochen worden. Es ist dasjenige Organsystem, welches für die Cnidarien am meisten charakteristisch ist und bei einigen Gruppen einen sehr hohen Grad von Complication erlangt. Diese steht in direktem Verhältniss zu der Complication der übrigen Körpertheile, was wir sofort begreifen, wenn wir erfahren, dass das Gastrovascularsystem, wie der Name sagt, bei den Cnidarien nicht nur die Verdauung, sondern auch die Circulation besorgt. Je massiger der Körper wird und je zahlreicher und complicirter seine Organe, um so mehr muss dafür gesorgt werden, dass diesen Organen durch Gastrovascularkanäle oder -Gefässe Nahrung zugeführt wird.

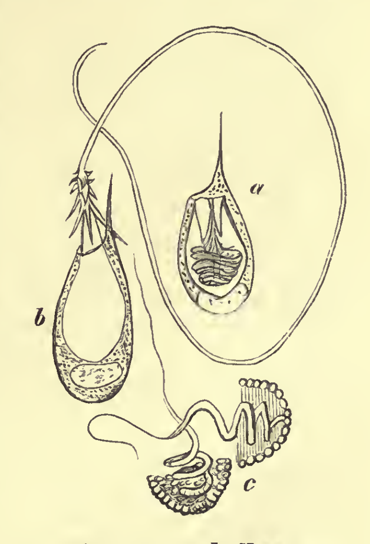


Fig. 69 *a*, *b* Nesselzellen einer Hydroide, Cordilophora, nach F. E. Schulze. *c* Greif- oder Klebzellen einer Rippenqualle, nach Chun.

Von einem solchen Gesichtspunkt aus wird die complicirte Anordnung des Gastrovascularsystems der Medusen und Ctenophoren sofort verständlich. Bei den Medusen ist der Schirmrand durch den Besitz zahlreicher Organe (Tentakel, Velum, Gehörbläschen, Nesselring, Nervenring, Augenflecken, Sinneskörper) ausgezeichnet. Die Subumbrellarseite ist stark muskulös, während die Exumbrella öde ist. Bei der Nothwendigkeit der Gallerte als passives Bewegungs- und Stützorgan müssen deshalb besondere Gastrokanäle (Radiärgefässe) in der Nähe der Subumbrella verlaufen und den am Scheibenrand gelegenen Organen Nahrung zuführen. Zu diesem Zwecke dient auch der Ringkanal, in den sie einmünden. Ebenso deutlich sind die Beziehungen der Gastrokanäle zu den übrigen Organen des Körpers, bei den mit einem mächtigen Gallertgewebe zwischen Ectoderm und Entoderm ausgestatteten Ctenophoren. Die wichtigsten Organe des Körpers abgesehen von den Geschlechtsorganen, sind in dieser Gruppe: der Sinneskörper am aboralen Pole, die 8 Rippen, die 2 Tentakel — dem entsprechend finden wir ein aborales Gefäss, ferner 8 Gefässe, die vom Magen zu den Rippen verlaufen und in 8 die Rippen in ihrem Verlaufe begleitende Rippengefässe einmünden, ferner 2 Gefässe, die an die Basis der Tentakel hinantreten.

Nach der ontogenetischen Entstehung des Gastrokanalsystems können wir bei den Cnidarien zwei Haupttypen desselben unterscheiden. Bei dem einen Typus, der sich bei den Hydrozoen vorfindet, geht das ganze Gastrokanalsystem aus dem entodermalen Darme der Larve hervor. Bei dem zweiten Typus, der für die Scyphozoen und Ctenophoren charakteristisch ist, besteht das Gastrokanalsystem aus einem ectodermalen und einem entodermalen Theile. Der erstere, den wir bei Embryonen und Larven, überhaupt bei den Jugendstadien als Stomodaeum, bei den erwachsenen Thieren als Schlund bezeichnen, entsteht durch eine am oralen Pole sich vollziehende Einsenkung des Ectoderms in das Innere des Körpers. Dieser Schlund wird bei den Scyphomedusen dargestellt durch die innere Auskleidung des Mund- oder Magenstieles bis zu der Ansatzstelle der Gastralfilamente, bei den Korallen durch das in die verdauende Höhle führende Rohr, bei den Ctenophoren durch den bisher unpassend als Magen bezeichneten Anfangstheil des Gastrokanalsystems. Der Mund der Hydromedusen führt also direkt in den entodermalen Darm; der ihm nicht gleichwerthige Mund der Scyphomedusen, Anthozoen und Ctenophoren führt zunächst in den ectodermalen Schlund und erst von da aus durch die dem Munde der Hydromedusen entsprechende Darmpforte in das entodermale Gastrokanalsystem.

Bei allen Thieren von den Coelenteraten aufwärts ist ein ectodermaler Schlund vorhanden.

Der entodermale Darm tritt uns in seiner einfachsten Form bei den Hydroiden entgegen: ein einfacher, dem Ectoderm von innen dicht anliegender Schlauch, von dem aus hohle oder solide Fortsätze sich in die Tentakelachsen hinein erstrecken. Es finden sich ziemlich verbreitet in der Längs- oder Hauptachse des Körpers verlaufende Verdickungen der Darmwandungen, Magenwülste, die bisweilen in der Vierzahl regelmässig kreuzweise gestellt sind.

Die Form des Darmes der Scyphula haben wir schon in der Einleitung erwähnt; ebenso haben wir dort die allgemeine Anordnung des Gastrokanalsystems bei den Anthozoen beschrieben. Wir fügen hier noch hinzu, dass die Septen, welche im Umkreise des Schlundes die Magentaschen von einander trennen, bisweilen in der Nähe der Mundscheibe durch ein Loch unterbrochen sind, so dass eine Art Ringkanal zu Stande kommt. Die hohlen Fortsätze des Gastrokanalsystems in den Tentakelachsen öffnen sich bisweilen am freien Ende der Tentakel durch einen Porus nach aussen. Der freie, gegen die Hauptachse der Corallenperson zugekehrte Rand der Septen ist verdickt und verlängert sich in frei in die Darmhöhle hineinragende Mesenterialfilamente. Das Epithel dieser letztern enthält zahlreiche Drüsenzellen; mitunter auch Nesselzellen. Einzelne solcher Filamente, die sogenannten Acontien, sind besonders lang, wurmförmig, und können entweder durch den Mund oder durch besondere Poren der Leibeswand nach aussen vorgeschnellt werden. Sie kommen bei den Actinien vor.

In welcher Weise das Gastrokanalsystem der craspedoten Medusen, (Hydromedusen) auf den Darm der Hydrulaform, das Gastrokanalsystem der Acraspeden (Scyphomedusen) auf den Darm der Scyphulaform zurückgeführt werden muss, ist schon in der allgemeinen Uebersicht gezeigt worden.

Verhältnissmässig selten erhält sich bei den Craspedoten die

Vierzahl der Radiärkanäle. Bei den meisten Formen vermehrt sich die Zahl derselben und bei einigen (Aequoriden) existiren sehr zahlreiche (über 100) Radiärkanäle, die strahlenförmig vom centralen Magen gegen den Scheibenrand verlaufen und hier in den Ringkanal einmünden. Es kommen auch neben und zwischen den Radiärkanälen bei einigen Craspedoten Centripetalkanäle vor, welche vom Ringkanal mehr oder weniger weit gegen den Centralmagen zustreben, ohne diesen zu erreichen. Die Radiärkanäle können verästelt sein und die Aeste blind endigen oder in den Ringkanal einmünden. Der Centralmagen kann in Abtheilungen zerfallen, die in der Hauptachse übereinanderliegen Die unterste Abtheilung ist der Mundmagen, in dem in der Mitte der Subumbrella herunterhängenden Mundstiel oder Magenstiel enthalten. Der Magenstiel, an dessen freiem Ende der Mund liegt, kann sehr verschieden entwickelt sein, von einem kurzen weiten Rohr bis zu einem weit aus der Subumbrellarhöhle hervortretenden langen, schlauchförmigen Gebilde. Der Mund ist entweder einfach viereckig oder kreuzförmig, oder in 4 Zipfel oder Lappen ausgezogen, bisweilen mit Mundtentakeln, Mundwarzen und Mundgriffeln besetzt. Der Mundrand ist gewöhnlich stark mit Nesselzellen bewaffnet.

Das Gastrokanalsystem der Acraspeden oder Scyphomedusen (Fig. 67 p. 77, Fig. 70) zeigt in der Anordnung seiner einzelnen Abschnitte eine noch viel grössere Mannigfaltigkeit als das der Craspedoten. In einzelnen Gruppen ist es wunderbar complicirt gebaut und bisweilen zeigt es eine so grosse Uebereinstimmung mit dem Gastrokanalsystem gewisser Craspedoten, dass man, wenn man ausserdem noch an die grosse Aehnlichkeit in der Körperform denkt, Mühe hat, daran zu glauben, dass Acraspeden und Craspedoten zwei schon nahe an ihrer Wurzel scharf getrennte Zweige der Cnidarien sein sollen. Wir betrachten zunächst:

Das Mundrohr oder den Mundstiel, welcher, im Gegensatz zu den Craspedoten, den ectodermalen Schlund umschliesst. Das Mundrohr ist gewöhnlich kurz und entweder mit einfacher, viereckiger oder kreuzförmiger Oeffnung oder — bei den meisten grossen Acraspeden — in 4 lange, kräftige Mundarme ausgezogen. Diese 4 perradialen Mundarme werden durch tiefe Zweispaltung bis zu ihrer Basis zu den 8 Mundarmen der Rhizostomeen, welche durch folgende eigenthümliche Organisationsverhältnisse ausgezeichnet sind.

Jeder Mundarm vertieft sich an der der Hauptachse zugekehrten Seite rinnenartig in der Längsrichtung. Dieser inneren Rinne entspricht nach aussen eine vorspringende Mittelrippe. Die Rinne wird tiefer und die den Eingang zu ihr begrenzenden gekräuselten Seitenränder der Mundarme vereinigen sich über der Rinne und verwachsen mit einander, so dass jetzt die Rinne zu einem geschlossenen Kanal wird. Indem die Verwachsung in der ganzen Länge der Mundarme bis zu ihrer Basis sich vollzieht und sich auch auf die Ränder der an der Basis der Arme liegenden Mundöffnung erstreckt, wird diese vollständig geschlossen. Die Verwachsung der gekräuselten Ränder der Arme geschieht aber so, dass zahlreiche offene Kanälchen übrig bleiben (Saugmündchen) (Fig. 70 *D sm*), welche von aussen in den Centralkanal der Mundarme hineinführen. Dieser führt selbst wieder in den geschlossenen Schlund. Bei allen Rhizostomeen ist also die ursprüngliche Mundöffnung geschlossen und wird ersetzt durch die zahlreichen Saugmündchen an den hohl gewordenen Mundarmen.

Am entodermalen Gastrokanalsystem können wir, ebenso wie bei den Craspedoten, einen Centraldarm oder Hauptdarm von dem peripherischen Kranzdarm unterscheiden. Der Hauptdarm kann in zwei übereinanderliegende Abtheilungen zerfallen, von denen stets die untere mit dem Kranzdarm communicirt. An der Wand des Hauptdarms

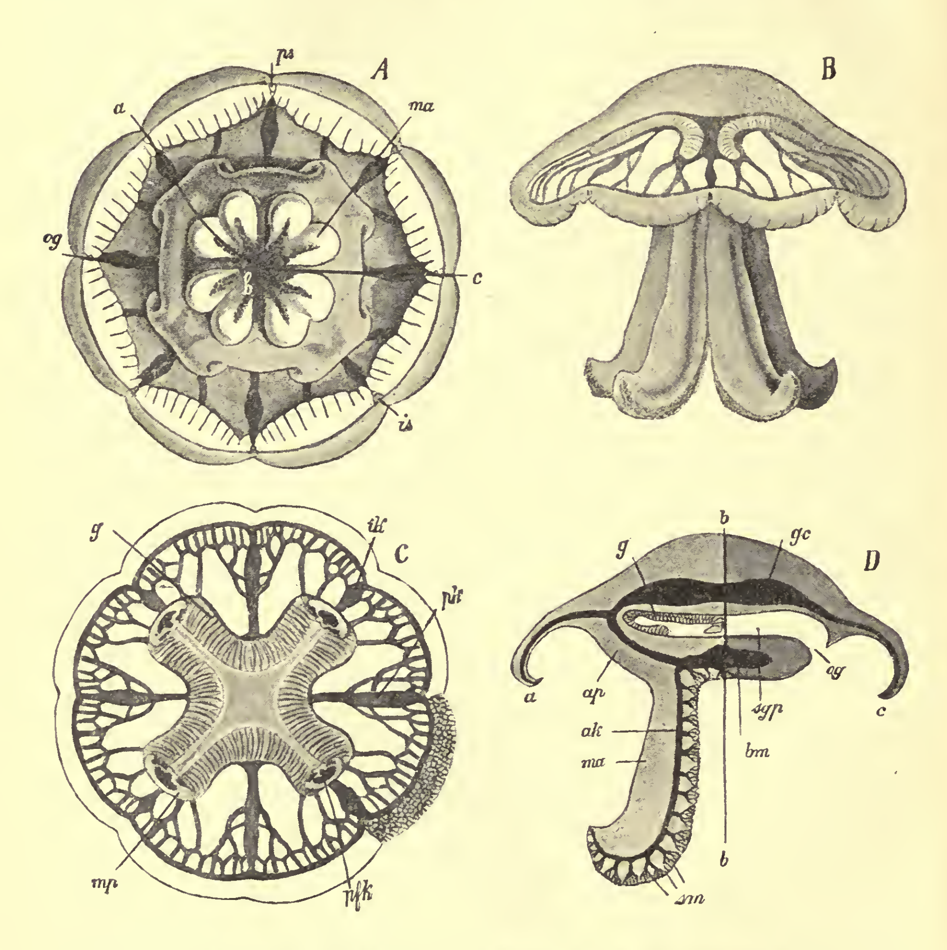


Fig. 70. **Cannorhiza connexa,** nach HAECKEL. *A* von der Subumbrella, *B* von der Seite gesehen, *C* von der Subumbrella, nachdem durch Durchschneiden der Mundpfeiler die Mundarme mit dem Buccalmagen entfernt worden. *D* Schnitt in der Richtung der Hauptachse und der Linie *a.b.c* in Fig. *A*. *a—b* Annähernd ein Interradius, *b—c* Perradius, *og* Subgenitalostien, *ma* Mundarme, *ps* perradiale, *is* interradiale Sinneskolben, *g* Gonaden, *mp*, *ap* Mundpfeiler, Armpfeiler, *pfk* Pfeilerkanäle, *pk* perradialer, *ik* interradialer Gastrokanal, *b—b* Hauptachse, *sgp* Subgenitalporticus, *bm* Buccalmagen, *ak* Armkanal, *sm* Saugmündchen, *gc* Centralmagen.

sämmtlicher Acraspeden (im Gegensatz zu den Craspedoten) finden sich 4 interradiale oder 8 adradiale bewegliche, fadenförmige Gastralfilamente oder — gewöhnlich — Büschel (Phacellen) von Gastralfilamenten, deren Basis die Grenze zwischen Schlund und entodermalem Hauptdarm bezeichnet. Der Kranzdarm ist sehr verschiedenartig ausgebildet. Bei

niedern Acraspeden, die auch dadurch, dass sie mit einem aboralen Stiele festsitzen (Lucernarien), oder durch ihre becherförmige Gestalt an die Scyphula erinnern, besteht der Kranzdarm noch aus 4 weiten, durch schmale Septen getrennten Taschen, die mit dem Hauptdarm communiciren und ausserdem am Scheibenrande in Folge einer Durchbrechung der Septen in einen Ringkanal einmünden. Reduciren sich die Septen auf 4 Verbindungsknoten der exumbrellaren und umbrellaren Wand des Kranzdarmes im unmittelbaren Umkreis des Hauptdarms, so fliessen die vier Taschen zu einem geräumigen Ringsinus zusammen, der im ganzen Scheibenbezirke herrscht und zwischen den Verwachsungsknoten hindurch mit dem Hauptdarm communicirt. — Bei den höhern Acraspeden zerfällt dieser Ringsinus durch partielle Verwachsungen seiner exumbrellaren und subumbrellaren Wandungen in 8, 16, 32 oder mehr radiale Kammern oder auch Radiärkanäle, die bei manchen Formen, indem sie mit einander anastomosiren oder sich verästeln, ein äusserst zierliches Netz von Kanälen gegen den Scheibenrand hin bilden (Fig. 70 *C*).

Excretionsporen des Gastrokanalsystems. Bei verschiedenen Medusen, sowohl Acraspeden als Craspedoten hat man am Rande der Scheibe kleine, oft auf der Spitze von Papillen liegende Oeffnungen beobachtet, welche eine Communication des peripheren Gastrokanalsystems mit der Aussenwelt vermitteln.

Das Gastrokanalsystem der Ctenophoren (Fig. 68 p. 79) haben wir in seinem allgemeinen Verhalten ebenfalls schon charakterisirt. Wir wollen hier noch erwähnen, dass die Meridiangefässe bei gelappten Rippenquallen, ferner bei den Cestiden und Beroiden am oralen Körpertheile mit einander und mit den Schlundgefässen communiciren, dass sie auch in ihrem ganzen Verlaufe bei Beroiden zahlreiche sich verästelnde und anastomosirende Ausläufer aussenden, die zum Theil in die Gallerte eindringen oder zu einem peripherischen Maschenwerke zusammentreten. Zum Zwecke der Ernährung der oft stark entwickelten Mundlappen der gelappten Rippenquallen verlaufen die Meridiangefässe auf denselben in zahlreichen, arabeskenartigen Windungen.

Histologisches. Ganz allgemein tragen die Epithelzellen des Gastrokanalsystems je ein einziges Geisselhaar, sind also Geisselzellen. Unter den Epithelzellen giebt es Drüsenzellen, Nesselzellen, Zellen mit verschiedenartigen Einschlüssen als Produkten des Stoffwechsels, Epithelmuskelzellen u. s. w. Sehr häufig vermögen die Darmepithelzellen an ihrer gegen das Lumen des Gastrokanalsystems zugekehrten Seite amöboide oder pseudopodisenartige Fortsätze auszuschicken und mit Hülfe derselben kleine Nahrungspartikeln nach Art der Rhizopoden in das Innere ihres Zellenleibes aufzunehmen (intracelluläre Nahrungsaufnahme).

IV. Die Muskulatur.

Bei den Hydroiden und Siphonophoren findet sich vor allem ein System von Längsfasern, welche in der Tiefe des äussern Körperepithels in der Richtung vom oralen zum aboralen Pole am Körper und an den Tentakeln verlaufen. Diese Fasern, welche die Fortsätze von ectodermalen Neuromuskel- oder Epithelmuskelzellen darstellen, dienen zur Contraction des Körpers und der Tentakel. Ferner existirt bei den erwähnten Formen, besonders bei den Siphonophoren, ein System von Ringfasern, die unter dem entodermalen Epithel als

Fortsätze entodermaler Epithelmuskelzellen verlaufen. Durch die Contraction dieser Fasern wird der Körper, werden die Tentakel verlängert, ausgestreckt. Bei den medusoiden Schwimmglocken der Siphonophoren ist, gerade wie bei den craspedoten Medusen, eine Schicht quergestreifter ectodermaler Ringmuskelfasern an der Subumbrella und im Velum entwickelt.

Auch bei den Medusen finden wir die beiden Systeme, das System von Längsmuskeln und das System von Ringmuskeln, doch ist letzteres hier ectodermal. Die Längsmuskelfasern sind gewöhnlich glatt, die Ringmuskelfasern gewöhnlich quergestreift. Die Muskelfasern sind meist Fortsätze von Epithelmuskelzellen; doch kommen auch Muskelbänder und Muskelzüge vor, die sich ganz vom Epithel loslösen und als mesodermale Muskeln selbständig im Gallertgewebe verlaufen. Die Exumbrella ist arm an Muskeln oder entbehrt derselben gänzlich. Am übrigen Körper zerfällt sowohl die Längsmuskulatur als die Ringmuskulatur in 3 Systeme: 1. in ein System, das sich am Magen oder Mundstiel, 2. ein System, das sich an der Subumbrella von der Basis des Mundstieles bis zum Scheibenrande erstreckt, und 3. ein am Scheibenrande selbst entwickeltes System (Muskulatur der Tentakeln, des Velum, des Velarium). Dem entsprechend sind die 3 Systeme der Längsmuskulatur folgende:

A. Die Längsmuskulatur des Mundstieles (dient zur Contraction und Retraction desselben).

B. Die Radiärmuskeln, die von der Basis des Mundstieles strahlenförmig gegen den Scheibenrand verlaufen.

C. Die Längsmuskeln der Tentakel und Randlappen.

Folgendes sind die 3 Systeme der Ringmuskulatur:

A. Die Ringmuskulatur des Mundstiels.

B. Die Ringmuskulatur der Subumbrella; bei den Craspedoten in der ganzen Ausdehnung derselben entwickelt, bei den Acraspeden gewöhnlich einen schmälern, aber sehr kräftigen Kranzmuskel (Fig. 67 *m* p. 77) mehr gegen die Peripherie der Subumbrella zu bildend.

C. Die kräftige Ringmuskulatur des Velum der Craspedoten und die Ringmuskulatur der Randlappen und des Velarium der Acraspeden.

Bei Scyphistoma und manchen niedern, besonders den festsitzenden Acraspeden, z. B. Lucernarien, finden sich 4 interradiale (selten 8) Septal- oder Trichtermuskeln (Stielmuskeln), welche von der Nähe der Mundscheibe oder der dem Mundstiel angrenzenden Subumbrella aus den Körper bis zum aboralen, festsitzenden Scheitel der Exumbrella durchsetzen. Sie liegen in den die 4 Magentaschen trennenden 4 Septen, und zwar an deren axialer Seite, und treten dann nach oben in die Verlängerungen der Septen, d. h. in die 4 Magenleisten oder Taeniolen ein. Nach neuern Beobachtungen entstehen sie in ectodermalen Zellen einer soliden gegen den aboralen Pol vorwuchernden Verlängerung der 4 interradialen Septaltrichter, von denen nachher die Rede sein wird.

Im Gegensatz zu allen übrigen Cnidarien ist bei den Korallen die entodermale Muskulatur mindestens ebenso stark, wo nicht stärker ausgebildet als die ectodermale. Am kräftigsten ist die Muskulatur bei den skeletlosen Actinien. Sie zeigt in ihrer Anordnung viele Aehn-

lichkeit mit der niederer Scyphomedusen, z. B. der Lucernarien. Wir haben ein ectodermales Längsmuskelsystem und ein entodermales Ringmuskelsystem (wenn wir zunächst davon absehen, dass einzelne Theile der Muskulatur sich vom epithelialen Mutterboden loslösen und mesodermal werden).

I. Das ectodermale Längsmuskelsystem bildet a) die Längsmuskeln der Tentakeln und b) die Radiärmuskeln der Mundscheibe. Am Schlunde, an der äussern Leibeswand des Körpers und auf der Fussscheibe fehlt dieses System. Nur bei wenigen Formen, die keine septalen Längsmuskeln besitzen (Cerianthus), finden sich in der Leibeswand kräftige ectodermale Längsmuskeln, die als Retractoren des Körpers dienen.

II. Das entodermale Ringmuskelsystem erstreckt sich über alle Oberflächen des Körpers, bildet eine Schicht circulärer Fasern in der Leibeswand, eine innere Ringmuskelschicht in den Tentakeln, eine Schicht concentrischer Fasern auf der Mundscheibe und eine Ringmuskelschicht des Schlundes.

Besondere Beachtung verdient die Muskulatur der Septen der Korallen, die durch ein System von Längsmuskeln und ein System von transversalen Muskeln repräsentirt wird. Die Längsmuskeln verlaufen in den Septen von der Fussscheibe bis zur Mundscheibe und dienen als Retractoren des Körpers. Sie sind meist so stark entwickelt, dass sie an jedem Septum einen in die Nische zwischen 2 Septen vorspringenden Längswulst bilden (Fig. 66 p. 75). Die transversale Muskulatur ist schwächer entwickelt. Sie heftet sich einerseits an der Leibeswand, anderseits an der Fussscheibe, Mundscheibe und am Schlundrohr an. Die transversalen Muskeln liegen an der einen Fläche eines jeden Septums, die longitudinalen auf der andern gegenüberliegenden. Ihre relative Lage in den verschiedenen Septen ist bei den verschiedenen Abtheilungen verschieden, doch immer sehr charakteristisch. Es existirt gewöhnlich nur eine Ebene, welche so durch den Körper gelegt werden kann, dass die Anordnung der Muskeln an den Septen auf beiden Seiten derselben spiegelbildlich gleich ist. Diese Medianebene verläuft in der Hauptachse in der Richtung des abgeplatteten Schlundes oder der spaltförmigen Mundöffnung.

Bei den meisten Actinien mit zahlreichen älteren und jüngeren, kleineren und grösseren Septen gehören gleichgrosse Septen immer paarweise zusammen. Die Längsmuskelwülste eines solchen Septenpaares sind einander zugekehrt. Der Nische zwischen den beiden Septen eines Paares, dem sogenannten Binnenfach, sind also die Längsmuskeln; der Nische zwischen den Septen zweier benachbarten Paare, dem Zwischenfach, sind also die transversalen Muskelschichten zugekehrt.

Bei den Alcyonarien mit 8 Scheidewänden sind die Muskelwülste an den 4 zu jeder Seite der Medianebene liegenden Septen alle nach einer Seite gerichtet (Fig. 66).

Daneben kommen bei Korallen noch andere Typen der Muskel- und Septenanordnung vor.

Die Längsmuskel der Septen zeigen eine grosse Analogie mit den Septal- oder Stielmuskeln niederer Acraspeden. Sie scheinen aber nach den vorliegenden Beobachtungen entodermale Muskeln zu sein.

Die Muskelelemente der Korallen sind entweder Epithelmuskelzellen (entodermale Muskulatur) oder subepitheliale Muskelzellen (ectodermale Muskulatur) oder mesodermale Muskeln (bei einzelnen Arten an verschiedenen Körperstellen).

Für die Muskulatur der Medusen, Siphonophoren, Korallen gilt ferner noch folgendes. Ist sie an einer Stelle stark entwickelt, so legt sich die Muskellamelle zum Zwecke der Oberflächenvergrösserung in parallele Falten, ähnlich den Blättern eines Buches (Fig. 71 *c*). Die Falten können selbst wieder in mehr oder weniger complicirter Weise secundär gefaltet erscheinen, so dass sie auf Querschnitten ein gefiedertes Aussehen haben.

Die mesodermale Stützsubstanz oder Stützmembran nimmt an den Faltungen der anliegenden Muskellamelle Theil, indem sie sich in Form von Lamellen in das Innere der Falten fortsetzt.

Wenn sich Muskelfalten vollständig von ihrem Mutterboden, dem Epithel, loslösen, und wenn sich die freien Ränder einer jeden Falte aneinanderlegen, so entstehen aus den subepithelialen Muskelfalten mesodermale Muskelröhren (*D*), die dann allseitig von der Stützsubstanz umgeben sind.

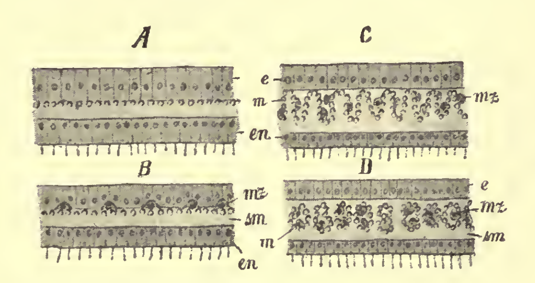


Fig. 71. Schematische Darstellung des verschiedenen Verhaltens der ectodermalen Cnidarien-Muskulatur auf Stücken von Querschnitten durch die Leibeswand. *e* Ectoderm, *en* Entoderm, *m* Muskellamelle, *mz* Zellkörper der Muskelfasern, *sm* Stützmembran, Gallerte.

An der Muskulatur der Ctenophoren können wir zunächst einen ectodermalen und einen mesodermalen Theil unterscheiden, die sich aber nicht scharf von einander abgrenzen lassen. Die ectodermale Muskulatur besteht aus langgezogenen subepithelialen Fasern an der Grenze zwischen Epithel und Gallerte, die einen sehr verschiedenartigen Verlauf nehmen können. Manchmal lässt sich ein System in der Längsrichtung verlaufender Fasern von einem System circulärer Fasern mehr oder weniger deutlich unterscheiden. Die ectodermale Muskulatur setzt sich auch auf den Schlund fort. Kräftiger als die ectodermale Muskulatur ist die in der Gallerte liegende mesodermale Muskulatur entwickelt, deren isolirt verlaufende, an beiden Enden zierlich verästelte Fasern (Fig. 47 *g*, p. 46) in verschiedener Richtung, doch vorwiegend radiär verlaufen, indem sie sich zwischen den verschiedenen Theilen des Gastrokanalsystems und der äussern Haut ausspannen. Zur Contraction der Tentakel und ihrer Seitenfäden dienen in ihren soliden Achsen verlaufende Stränge von Längsmuskelfasern, die theilweise quergestreift sein können. Auch an den Wandungen der Gastrokanäle hat man Längs- und Ringmuskelfasern beobachtet.

Das **Velum** der craspedoten Medusen (Fig. 64 B *v* p. 73, Fig. 65 p. 74, Fig. 72 *v*, p. 93). Bei den craspedoten Medusen ragt vom Schirmrande eine dünne Membran — das Velum — diaphragmaartig nach innen gegen die Subumbrellarhöhle vor. Nie setzt sich das Gastrokanalsystem in diese Membran hinein fort, welche aus folgenden Theilen besteht:

1) einem exumbrellaren Epithel, der Fortsetzung des Epithels der Exumbrella;

2) einem subumbrellaren Epithel, der Fortsetzung des Epithels der Subumbrella. Beide Epithelien gehen am innern freien Rande des Velum in einander über. Unter dem erstern liegt eine dünne Stützlamelle — die Fortsetzung der Scheibengallerte; unter letzterer eine Schicht ectodermaler Ringmuskelfasern (*m*), eine Fortsetzung der Ringmuskulatur der Subumbrella.

V. Tentakel der Cnidarien, Randlappen der Scyphomedusen.

Alle Cnidarien (mit Ausnahme der Rhizostomeen unter den Scyphomedusen und der Amalthaeiden unter den Craspedoten) besitzen Tentakel, welche in grösserer oder geringerer Entfernung vom Munde diesen umstellen. Diese Tentakel sind Ausstülpungen der Leibeswand, in welche sich (mit vielleicht nur scheinbarer Ausnahme der Ctenophoren) hohle oder solide Fortsätze des entodermalen Gastrokanalsystems hineinerstrecken. Die Tentakel sind in erster Linie Organe zur Nahrungsaufnahme und zugleich empfindliche Tastorgane. Wir werden weiter unten erfahren, dass sie bei craspedoten und acraspeden Medusen theilweise zu specifischen Sinnesorganen umgebildet werden.

Der Bau der Tentakel, ihre Zahl, ihre Vertheilung und Anordnung am Körper und ihre Beziehungen zum Gastrokanalsystem bieten bei den verschiedenen Abtheilungen mannigfache, systematisch ausserordentlich wichtige Modificationen, von denen die wichtigsten folgende sind:

Form der Tentakel. Die Tentakel sind im Allgemeinen cylindrische Fäden. Bei den Hydroiden sind sie gewöhnlich einfach fadenförmig, seltener am freien Ende geknöpft und noch seltener verästelt (Cladocoryne). Auch bei den craspedoten Medusen treffen wir gewöhnlich fadenförmige Tentakel. Nur die Familie der Cladonemiden ist durch dichotomisch verästelte oder einseitig gefiederte (mit Nebenfäden versehene), oft geknöpfte Tentakel ausgezeichnet. Einseitig gefiedert sind auch die Tentakel (Fangfäden, Senkfäden) der Siphonophoren und Ctenophoren. Die Tentakel der Acraspeden sind einfach. Unter den Anthozoen besitzen die Alcyonarien zweizeilig gefiederte, alle übrigen Abtheilungen einfach faden- oder wurmförmige Tentakel.

Zahl und Anordnung der Tentakel. Bei den Hydroiden sind die Tentakel in wechselnder Zahl in einem entweder einfachen Kreise in einem kurzen Abstande vom Munde angeordnet (z. B. Hydra), oder sie sitzen in zwei Kreisen (z. B. Tubularia), oder sie finden sich zerstreut am Körper der Einzelpersonen, nur nicht an ihrem Stiel (z. B. Coryne). Bei der Scyphistoma sind die Tentakel (circa 24 an der Zahl) am Rande der Mundscheibe des becherförmigen Körpers inserirt. Bei den craspedoten und acraspeden Medusen finden sich die Tentakel constant am Scheibenrand. Im einfachsten Falle treffen wir bei den erstern 4 perradiale, bei den letztern 4 perradiale und 4 interradiale Tentakel. Bei den meisten Medusen aber nimmt die Zahl der Tentakel in gesetzmässiger Weise zu, indem zwischen die primären Tentakel sich secundäre, tertiäre etc. einschieben. Nur bei wenigen Craspedoten reduzirt sich ihre Zahl auf 2 gegenständige, noch seltener auf einen einzigen (bei der Subfamilie der Euphysidae unter den Codonidae und bei den tentakeltragenden Einzelpersonen der einen Hauptabtheilung der Siphonophoren, Siphonanthen). Durch vollständigen Verlust aller Tentakel zeichnen sich die Amalthaeidae unter den Craspedoten und

die Rhizostomae unter den Acraspeden aus. Bei einigen Medusen, vornehmlich bei den Narcomedusen, rücken die Insertionsstellen der Tentakel vom Scheibenrande mehr oder weniger weit an der Exumbrella empor.

Bei den Korallen entspricht die Zahl der an der Peripherie der Mundscheibe inserirten Tentakel im Allgemeinen der Zahl der durch Septen getrennten Magentaschen. Je ein Tentakel liegt über einer Magentasche, die sich in Form eines Achsenkanals in sein Inneres fortsetzt. Bei den Alcyonarien haben wir dementsprechend 8, bei den Hexacorallia 6 oder 6 n, bei den Tetracorallia 4 oder 4 n Tentakel.

Die Mehrzahl der Ctenophoren (Tentaculata) besitzen 2 in besondere Taschen oder Scheiden zurückziehbare, in der Lateralebene liegende solide, einzeilig gefiederte Tentakel oder Senkfäden, die in der Nähe des aboralen Poles entstehen, später aber gewöhnlich gegen den oralen Pol vorrücken.

Structur der Tentakel. Die Tentakel der Hydromedusen und Scyphomedusen bestehen: 1) aus einem ectodermalen Epithel, meist mit Nesselknöpfen oder Nesselbatterien, 2) einer unmittelbar darunter liegenden Schicht von ectodermalen longitudinalen Muskelfasern, 3) einer structurlosen elastischen Stützmembran und 4) einer Achse entodermaler Zellen. Diese Achse ist bei den meisten Formen hohl und die Höhlung steht mit dem Gastrokanalsystem des Körpers in offener Communication, oder sie ist z. B. bei Obelia, dann bei vielen Trachymedusen, Narcomedusen und den dazu gehörenden Hydroiden, ferner bei Stauromedusen und Cannostomen solid und besteht dann meistens aus einer einzigen Reihe scheibenförmiger Zellen, die wie die Münzen einer Geldrolle übereinanderliegen. Diese Achsensäule dürfte als elastisches Stützorgan dienen. Die hohlen Tentakel sind meist viel beweglicher und stärker contractil als die soliden. Hohl sind auch die Tentakel der Korallen, deren Structur beträchtlich von der der Hydro- und Scyphomedusen abweicht. Ectoderm und Entoderm sind in denselben durch eine mit Bindegewebszellen durchsetzte Stützsubstanz getrennt. Unter dem äussern Epithel liegt eine ectodermale, unter dem innern Epithel eine entodermale Muskelschicht. In einigen Fällen können Muskeln auch im Innern der Stützsubstanz verlaufen.

Die Tentakel der Ctenophoren sind solid. Sie sind gewöhnlich mit Greif- oder Klebzellen besetzt. Ihre Achse wird von stark entwickelten Längsmuskelfasern eingenommen. Diese Fasern entstehen, wie es scheint, frühzeitig aus einer besondern „Mesoderm"-Anlage, einer Gruppe von Zellen, die sich vom primitiven Entoderm der jungen Gastrulalarve abschnüren. Wir dürfen deshalb vielleicht die solide Achse der Ctenophorententakel mit der soliden Entodermachse der Tentakel mancher Medusen vergleichen.

Die Randlappen der Scyphomedusen (Fig. 67 *rl* p. 77, Fig. 70). Ebenso charakteristisch, wie das Velum für die Hydromedusen oder Craspedota, sind für die Scyphomedusen oder Acraspeda die Randlappen. Wie ein echtes Velum allen Scyphomedusen fehlt, so fehlen Randlappen allen Hydromedusen. Aehnlich wie die Tentakel, mit denen sie zusammen vorkommen, sind die Randlappen Fortsatzbildungen der Leibeswand am Schirmrande, in welche hinein sich Verlängerungen des Gastrokanalsystems erstrecken. Zum Unterschied von den Tentakeln

stellen sie breite und flache Ruderlappen mit Muskeln auf der concaven Subumbrellarseite dar. Es existiren im einfachsten Falle 8 adradiale Randlappen, meistens aber finden sich 16 subradiale und häufig erscheint ihre Zahl noch stark vermehrt. Bei den Cubomedusen und bei vielen Rhizostomeen sind die Randlappen zu einem breitern oder schmälern Ringsaum, dem sogenannten Velarium, verwachsen, das aber durch seine Versorgung mit Gastrokanälen sich immer leicht von dem echten Velum der Craspedoten unterscheiden lässt.

VI. Das Nervensystem

zeichnet sich bei den Cnidarien, wo es zum ersten Male im Thierreich als selbständiges System auftritt, durch seine ziemlich diffuse Anordnung (Fehlen einer starken Centralisation) und durch seine zeitlebens existirenden innigen Beziehungen zum Körperepithel aus. Bei Hydra spielt der nach aussen gerichtete Zellenleib der sogenannten Neuromuskelzellen wahrscheinlich die Rolle einer indifferenten Nervensinneszelle. Schon bei den craspedoten Medusen aber finden wir ein selbstständig ausgebildetes Nervensystem, welches als ein Plexus bi- und multipolarer Ganglienzellen und sie verbindender Fibrillen dicht unter dem Epithel ausserhalb der Stützmembran oder Gallerte entwickelt ist. Dieser Plexus steht einerseits durch Fibrillen mit den Epithelsinneszellen (Tast-, Hör-, Seh-, Riechzellen), anderseits mit den Muskelfasern in Verbindung. Dementsprechend ist das Nervengewebe besonders stark an dem an Sinnes- und Bewegungsorganen so reichen Schirmrande ausgebildet, wo bei den Craspedoten schon ein centraler Apparat in Form eines doppelten Nervenringes (Fig. 72 *A* u. *B* nr_1 nr_2 p. 93) entwickelt ist. Der eine obere Nervenring verläuft am exumbralen, der andere am subumbralen Schirmrand, beide in unmittelbarer Nähe der Insertion des Velum. Der erstere versorgt hauptsächlich die Sinnesorgane des Schirmrandes, der letztere die Muskulatur des Velum, beide stehen durch die Stützmembran durchsetzende Fibrillen in Verbindung. Ein peripherisches Nervensystem ist in Form eines Plexus von Ganglienzellen und Fasern, die mit dem untern Nervenring in Verbindung stehen, vornehmlich an der Subumbrella vorhanden und versorgt die hier befindliche Muskulatur. Die aborale Exumbrella nicht nur der Craspedoten, sondern auch der Acraspeden entbehrt des Nervensystems, wie der Sinnesorgane und Muskulatur, was sich aus der ontogenetischen und phylogenetischen Abstammung dieser Thiere von mit dem aboralen Pole festsitzenden Formen erklären lässt.

Auch bei Siphonophoren ist an verschiedenen Körperstellen ein Plexus von Ganglienzellen nachgewiesen worden.

Bei den Scyphomedusen oder Acraspeden ist ebenfalls ein Ganglienzellplexus in der Subumbrella entwickelt. Er steht in Zusammenhang mit beträchtlichen centralen Ansammlungen von Nervengewebe am subumbralen Schirmrand. Diese finden sich bei den Cubomedusen entwickelt als 8 (4 perradiale, 4 interradiale) Ganglien, die mit einander durch einen Ringnerven in Verbindung stehen und von denen sensible Nerven an die Rhopalien (Sinneskolben) und an die Tentakeln und motorische an die Muskulatur abgehen. Bei den Discomedusen finden sich ebenfalls 8 Ganglien an der Basis der 8 Sinneskolben, doch fehlt hier ein sie verbindender Ringnerv.

Bei den Corallen wurde ebenfalls ein Ganglienzellplexus in der

Tiefe des Körperepithels nachgewiesen. Derselbe ist besonders auf der Mundscheibe und an der Basis der Tentakel stark entwickelt.

Am Nervensystem der Ctenophoren können wir nach den vorliegenden Untersuchungen, die noch der Erweiterung bedürfen, folgende Theile unterscheiden: 1. Ein diffuser, ectodermaler, gangliöser Plexus unter dem Körperepithel, der auf der ganzen Oberfläche des Körpers verbreitet ist und sich auch auf die Schlundwand fortsetzen kann. 2. Feine, sich verästelnde, kernhaltige Fäden, welche die Gallerte durchsetzen und durch Seitenästchen mit den Muskeln der Gallerte in Verbindung stehen. Eine Verbindung dieser Fäden mit dem Ectoderm ist bis jetzt nicht nachgewiesen. 3. Acht meridiane Nervenzüge, welche unter den acht Rippen und Flimmerstreifen verlaufen; die sogenannten Rippennerven. Auffallend ist, dass ein Zusammenhang dieser 3 Theile des muthmasslichen Nervensystems mit dem Sinneskörper am aboralen Pole bis jetzt nicht nachgewiesen werden konnte.

Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass bei Medusen, Siphonophoren und besonders bei Actinien ein entodermaler Plexus von Ganglienzellen in geringerer oder grösserer Ausdehnung unter dem entodermalen Epithel liegen kann.

VII. Die Sinnesorgane.

Zum ersten Male im Thierreich treffen wir bei den Cnidarien besondere Sinnesorgane an. Die Ausbildung und Verbreitung derselben steht in direkter Beziehung zur Lebensweise. Bei den festsitzenden Formen (Hydroiden, Corallen) sind blos Tastorgane (die Tentakel) vorhanden, bei den freischwimmenden Formen (Acraspeden, Craspedoten, Siphonophora, Ctenophora) können noch Riech-, Gehör- und Sehorgane hinzukommen.

T a s t o r g a n e sind vor allem die Tentakel, die wir schon besprochen haben. Die Tastempfindung wird vermittelt durch besondere Tastzellen, die dem ectodermalen Körperepithel angehören und mit einem vorragenden, entweder biegsamen oder beweglichen oder starren Tasthärchen versehen sind. Das basale Ende solcher Zellen setzt sich in einen nervösen Fortsatz fort, der mit dem Nervensystem in Verbindung steht. Tastzellen finden sich nicht nur an den Tentakeln der Cnidarien, sondern in sehr grosser Zahl am Scheibenrande der Medusen und, vornehmlich bei Ctenophoren, über die ganze freie Körperoberfläche zerstreut.

Als R i e c h -, vielleicht eher G e s c h m a c k s organe werden gedeutet:

1. Kleine K e u l c h e n, die bei gewissen Leptomedusen in meist grosser Zahl am Schirmrand, mit dem sie durch einen dünnen Stiel verbunden sind, zwischen den Tentakeln vorkommen. Sie enthalten einen engen, blinden, von hohem cylindrischen Entoderm-Epithel ausgekleideten Kanal, der vom Ringkanal ausgeht.

2. Grübchenförmige Vertiefungen an den Sinneskörpern oder Rhopalien der Acraspeden, die von einem faltenreichen, mit langen Geisselhaaren ausgestatteten Sinnesepithel ausgekleidet sind.

G e h ö r o r g a n e (vielleicht auch Organe zur Regulirung der Lage des Körpers im Wasser) finden sich bei craspedoten und acraspeden Medusen und bei den Ctenophoren.

Wir unterscheiden 3 Typen von Hörorganen: 1. Hörbläschen oder Randbläschen mit ectodermalen Otolithen, 2. Hörkölbchen oder akustische Tentakel und 3. den sogenannten Sinneskörper der Ctenophoren.

I. Die Hör- oder Randbläschen kommen bei der einen Abtheilung der Leptomedusen (Vesiculatae) vor. Es sind im einfachsten Falle offene, grubenförmige Vertiefungen des subumbrellaren Epithels in der Nähe der Veluminsertion. Im Innern dieser Hörgrübchen liegt einer oder mehrere Otolithen (Hörsteinchen), die aus Ectodermzellen hervorgegangen sind, während die den Boden der Grube selbst bildenden Zellen Hörborsten tragen, auf denen die Otolithen ruhen (z. B. Mitrocoma). Aus solchen Hörgrübchen gehen Hörbläschen hervor, indem sich die Grube schliesst, gegen die Exumbrellarseite der Insertion des Velums vorrückt und sich hier kugelig nach aussen hervorwölbt (Fig. 72 A). Hörgrübchen und Hörbläschen werden vom subumbrellaren Nervenring aus innervirt. Im einfachsten Falle finden sich 8 adradiale Hörbläschen, oft beträchtlich mehr bis zu vielen Hunderten.

II. Die Hörkölbchen oder akustischen Tentakel sind bei den Medusen die verbreitetsten Hörorgane. Es sind kurze umgewandelte Tentakel, an denen die solide Entodermachse bei den Craspedoten (Tracho- und Narcomedusen, Fig. 72 B, C) oder die peripherischen distalen Endzellen des hohlen Tentakelkanals (Acraspeden, Fig. 73) den oder die Otolithen erzeugen, welche also hier entodermal sind. Das Ectoderm der Hörkölbchen der Craspedoten und oft auch ein die Basis des Hörkölbchens umgebendes „Sinnespolster“ trägt lange, starre Hörhaare. Bei manchen Trachomedusen erhebt sich das Sinnespolster um die Basis der Hörkölbchen zu einem Ringwalle (Fig. 72 *C*), der sich sogar über dem Hörkölbchen vollständig schliessen kann. So entstehen wieder geschlossene bläschenförmige Gehörorgane, die aber eine ganz andere Entstehung und morphologische Bedeutung als die echten Randbläschen der Leptomedusen haben.

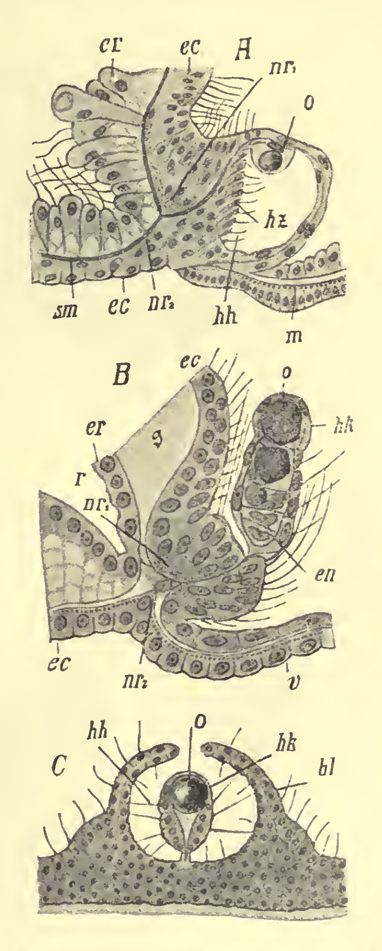


Fig. 72. **A Hörbläschen von Aequorea Forskalea. B Hörkölbchen von Cunina lativentris. C Hörkölbchen von Rhopalonema velatum.** **A** und **B** Querschnitte des Scheibenrandes, **C** Ausschnitt des Scheibenrandes, nach HERTWIG. *ec* Ectoderm, *er* Entoderm des Ringkanals, nr_1 oberer, nr_2 unterer Nervenring, *r* Ringkanal, *sm* Stützmembran, *o* Otolith, *hh* Hörhaare, *hz* Hörzellen, *hk* Hörkolben, *bl* Hörblase, *g* Gallerte, *m* Muskellamelle, *en* Entodermzellen des Hörkölbchens. Bei **A** und **B** ist das Velum centrifugal nach aussen umgeklappt.

Zwischen der innern Wand der Hörbläschen und dem darin liegenden Hörkölbchen sind die Hörhärchen saitenähnlich ausgespannt. Die Hörkölbchen werden immer vom exumbrellaren Nervenring aus innervirt. Im einfachsten Falle finden sich 4 interradiale Hörkölbchen, häufig ist ihre Zahl beträchtlich vermehrt.

Die Sinneskolben oder Rhopalien der Acraspeden (Fig. 73) sind zusammengesetzte Sinnesorgane, deren Hauptbestandtheil aber durch die Hörkölbchen gebildet wird. Es sind ebenfalls umgewandelte Tentakel, in die sich ein hohler Fortsatz des Gastrokanalsystems hineinerstreckt. Die entodermalen Zellen am peripherischen, blinden Ende dieses Fortsatzes erzeugen einen Otolithen oder einen

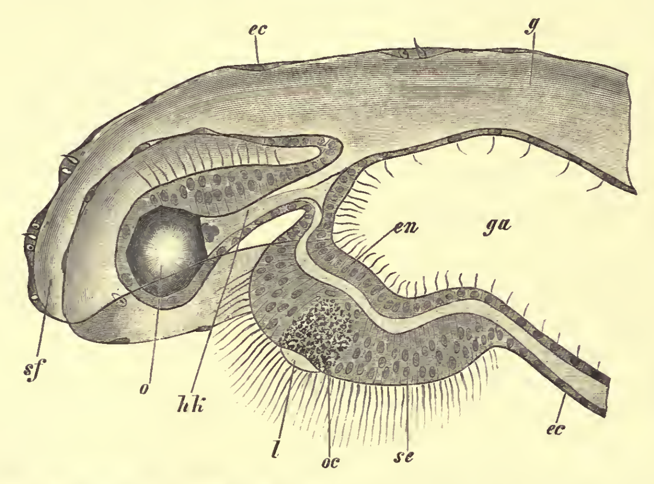


Fig. 73. **Sinneskolben von Rhopalonema,** nach Hertwig (auf einem optischen Querschnitt des Scheibenrandes). *sf* Sinnesfalte des Scheibenrandes, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ga* Gastrokanal, *hk* Hörkölbchen, *o* Otolith, *se* Sinnesepithel, *oc* Auge, *l* Linse, *g* Gallerte.

Haufen von Otolithen. Das äussere Epithel des Hörkölbchens trägt die Hörhaare. In ihm liegen an einer Seite die Augen in Ein- oder Mehrzahl. In seiner unmittelbaren Nähe liegt ferner ein Riechgrübchen. Das ganze Epithel im Bezirke dieser zusammengesetzten und in besondern Buchten am Schirmrande durch Lappen (*sf*) geschützten Sinnesorgane stellt ein Sinnesepithel mit dichtem Nervenplexus dar. Es kommen entweder 4 oder 8, seltener 12, 16 und noch mehr Rhopalien am Schirmrande der Acraspeden vor.

III. Der für die Ctenophoren so charakteristische, am aboralen Pole gelegene Sinneskörper (Fig. 74 u. 75) stellt ein zusammengesetztes Sinnesorgan ganz eigener Art dar, das seinem Baue nach wesentlich ein Gehörorgan oder vielleicht eher ein Organ zur Regulirung der Schwimmplättchenbewegung sein dürfte.

Der Sinneskörper ist folgendermassen gebaut. Er besteht zunächst aus einer seichten, grubenförmigen Vertiefung zwischen den 4 Aesten des aboralen, sogenannten Trichtergefässes. Das den Boden dieser Grube bildende cilientragende Körperepithel ist beträchtlich verdickt (Fig. 75*se*). Seine Elemente sind Fadenzellen. In diesem „Sinnespolster" finden sich Pig-

mentablagerungen, die vielleicht einfache Sehorgane darstellen. Am Rande der Grube erhebt sich eine Membran, welche von allen Seiten her glockenförmig über der Grube zusammenneigt, gleichsam ein Dach über derselben bildend, das die Grube in eine Blase verwandelt. Die Membran besteht aus verklebten, langen Cilien des Grubenrandes. Sie ist an 6 Stellen durch Spalten unterbrochen, durch welche das Meereswasser frei in das Innere der Blase gelangen kann. Von diesen Spalten gehören 2 einander gegenüberliegende der Medianebene an. Die andern 4 liegen interradial. Auf dem Sinnespolster im Innern der Blase erheben sich 4 S-förmig geknickte interradial gelagerte Federn, die ebenfalls aus verschmolzenen Cilien bestehen und deren freie obere Enden sich in eine kugelige Masse von Otolithen einsenken, die von diesen Federn

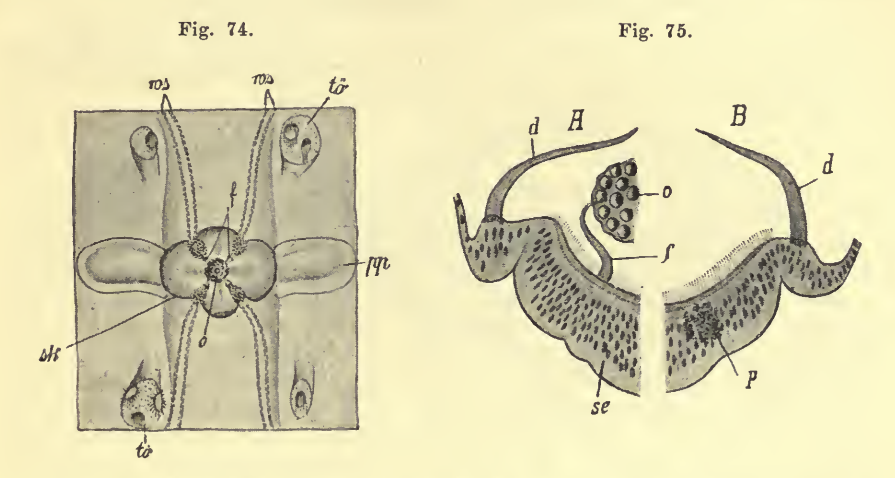


Fig. 74. Aboraler Körperpol von Callianira, nach Hertwig. *ws* Wimperstreifen, *f* Federn, welche den Otolithenhaufen (*o*) tragen, *sk* Sinneskörper, *pp* Polplatten, *tö* Oeffnungen der 4 Aeste des aboralen Gefässes oder Gastrokanals.

Fig. 75. Die Hälften zweier Schnitte durch den Sinneskörper von Callianira, nach Hertwig. Bei *A* ist eine der 4 den Otolithenhaufen (*o*) tragenden Federn (*f*) getroffen. *d* Dach der Sinnesgrube, *se* Sinnesepithel des Sinneskörpers, *p* Pigment.

frei getragen wird. Von den 4 Federn aus verlaufen 4 Reihen von Wimperhaaren durch die 4 interradialen Spalten des glockenförmigen Daches hindurch nach aussen. Sie theilen sich in 8 adradiale Flimmerstreifen, die an der aboralen Oberfläche des Ctenophorenkörpers verlaufen und an die obern Enden der Schwimmplättchenreihen herantreten. An den Sinneskörper unmittelbar angrenzend finden sich 2 flimmernde Epithelstreifen, die sogenannten Polplatten (Fig. 74 *pp*), deren Rand verdickt ist. Sie liegen in der Medianebene des Körpers; da, wo sie an den Sinneskörper anstossen, finden sich die beiden oben erwähnten in der Medianlinie gelegenen Unterbrechungen der den Sinneskörper überwölbenden Glocke.

S e h o r g a n e. Einfache Sehorgane kommen als Pigmentflecken vornehmlich bei solchen Leptomedusen, die keine Randbläschen besitzen (Ocellatae) und bei Anthomedusen vor. Sie bestehen aus Pigmentzellen und Sinneszellen, zu denen in einzelnen Fällen noch eine cuticulare Verdickung

als Linse hinzutreten kann. Seltener fehlt eine solche Linse den Sehorganen der Acraspeden (Fig. 73, *oc*, *l*), deren Bau sich hie und da beträchtlich complicirt und welche Bestandtheile der Randkörper bilden. Bei den Cubomedusen entwickelt sich ein Glaskörper und eine Retina zwischen Linse und Pigmentbecher. Bei Charybdea kommen zusammengesetzte Augen vor: jeder Randkörper trägt 2 grosse unpaare und 4 kleine paarige Augen. — Augenflecken, zum Theil mit Linse, finden sich bei einzelnen Siphonophoren an der Spitze der Taster. Bei den Ctenophoren kommen, wie schon erwähnt, Pigmentflecken im Sinnespolster des Sinneskörpers vor.

VIII. Stützorgane, Schutzorgane, Skelete.

Die in diese Categorie fallenden, zum Theile sehr heterogenen Bildungen theilen wir zunächst in 2 verschiedene Hauptgruppen ein, je nachdem sie ectodermal oder mesodermal sind.

1. Ectodermale Stütz- und Schutzorgane.

Diese treffen wir bei festsitzenden Cnidarien, und zwar vornehmlich bei solchen, welche durch ungeschlechtliche Fortpflanzung (unvollständige Theilung und Knospung) Thierstöcke bilden. Es ist leicht begreiflich, weshalb solche Stöcke, die in ihrem Habitus Bäume, Sträucher, Gräser, Federn, Krusten, Blätter u. s. w. nachahmen, besonderer Stützeinrichtungen bedürfen, welche die einzelnen Theile im Wasser aufrecht erhalten, ihnen einen Halt geben und ihnen zugleich zum Schutze dienen. Wir begreifen auch, weshalb bei nicht stockbildenden festsitzenden Cnidarien solche Stützorgane von keinem oder von geringem Nutzen sind und deshalb bei solchen Formen häufig fehlen oder gering entwickelt sind. (Beispiele: Hydra, die festsitzenden Scyphomedusen, die Actinien unter den Korallen.)

Am einfachsten verhalten sich die ectodermalen Stützbildungen bei den Hydroiden. Hier scheidet das Körperepithel meist eine chitinige Cuticula (Periderm) aus, welche röhrenförmig dem Körper anliegt. Diese Röhre umgiebt entweder nur den Stamm, die Aeste der Stöcke und die Stiele der Einzelpersonen, oder sie erweitert sich becherförmig auch um die Köpfchen der Einzelpersonen, so dass die Köpfchen in die Peridermbecher zurückgezogen werden können. Bei der Abtheilung der Hydrocorallia verkalkt sogar das Periderm, so dass ein aus reichlichen, complizirt angeordneten, netzförmig verbundenen Röhren zusammengesetztes Gerüst zu Stande kommt.

Zu den vom Ectoderm nach aussen ausgeschiedenen Skeleten gehören nach neuern Untersuchungen die sogenannten Kalkskelete der Steinkorallen (Hexacorallia, Madreporaria) und die Hornskelete der Alcyoniden (Octocorallia).

Die Entstehung und das Verhältnis zu den Weichtheilen des Kalkskeletes der Steinkorallen (Fig. 76) sind folgende.

Die junge, noch skeletlose Koralle, welche sich mit dem aboralen Körperende festgesetzt hat, scheidet aus dem Ectoderm ihrer Fussscheibe eine aus kugligen Kalkkörperchen gebildete Fussplatte aus, die also das Ectoderm des Fusses mit der Unterlage verbindet. Dann erheben sich auf der Fussplatte allmählich, durch Ausscheidung von Kalk vom Ectoderm fortwachsend, radiär angeordnete, senkrecht stehende Leisten,

die Sternleisten oder Sklerosepten. Diese sind natürlich allseitig von Ectoderm ausgekleidet und drängen die Fussscheibe in ebenso vielen Falten in die Darmhöhle vor. In ähnlicher Weise entsteht zum Theil durch Verschmelzen der peripheren Enden der Sternleisten, zum Theil vielleicht auch durch Erhebung eines ringförmigen Walles von der Fussplatte aus ein Kalkrohr, das Mauerblatt, welches ebenso die basale Leibeswand faltenförmig in die Darmhöhle emporhebt, wie es die Sternleisten thun. Durch die Bildung des Mauerblattes wird die Darmhöhle in einen peripheren, ausserhalb des Mauerblattes liegenden und in einen centralen Theil abgetheilt, welche oberhalb des freien Randes des Mauerblattes in einander übergehen.

In der Achse der Koralle erhebt sich häufig auf der Fussplatte ein Kalkzapfen, der in die Darmhöhle vorragt, die Columella.

Die Sternleisten können mit dieser Columella verschmelzen, sie können auch nach aussen über das Mauerblatt als Rippen hervorragen.

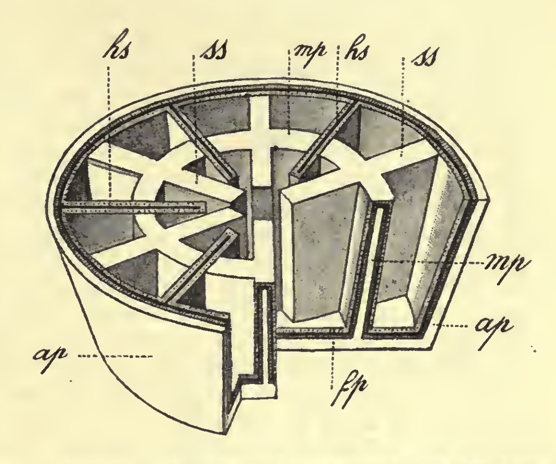


Fig. 76. **Schematische Darstellung des Aufbaues einer Steinkoralle (Madreporarie), nach v. Koch.** Nur der untere, aborale Theil des Körpers ist berücksichtigt. *fp* Fussplatte, *ap* Aussenplatte, *mp* Mauerblatt, *ss* Sklerosepten, *hs* Sarcosepten; weiss: Kalkskelet, schraffirt: Ectoderm, schwarz: Mesoderm, punktirt: Entoderm.

Indem die Ausscheidung von Kalk durch das Ectoderm auch rings um die Basis der Leibeswand erfolgen kann, entsteht die Aussenplatte, die also nur innen von Ectoderm ausgekleidet ist und sich als ein äusserer ringförmiger Kalkwall mehr oder weniger hoch über die Fussplatte erhebt.

Die peripheren Enden der Sternleisten können sich auch, natürlich nur unter Durchbrechung der Leibeswand, mit der Aussenplatte vereinigen; ja es kann das Mauerblatt ganz oder theilweise, unter Verdrängung der dazwischen liegenden Weichtheile, mit der Aussenplatte verschmelzen.

Die meisten Madreporaria bilden durch unvollständige Theilung oder Knospung verschieden gestaltete Korallenstöcke, in denen sich die eben geschilderte Anordnung der Skelettheile an jeder Einzelperson wiederholt. Complikationen kommen dadurch zu Stande, dass die Mauerplatten der verschiedenen Personen ganz oder theilweise mit einander verschmelzen oder ganz in Wegfall kommen u. s. w.

Die Sternleisten oder Sklerosepten entsprechen ihrer Lage nach nie den gewöhnlichen Septen oder Sarcosepten, sondern sie wechseln mit diesen ab, so dass ein Skleroseptum immer in der Mitte zwischen 2 Sarcosepten, ein Sarcoseptum immer in der Mitte zwischen 2 Sklerosepten liegt. Schon daraus geht hervor, dass die Sklerosepten in Zahl und Anordnung die Sarcosepten nachahmen.

Die Skelete der Madreporaria sind entweder massiv und dicht oder von kleinen Hohlräumen durchlöchert (M. aporosa, M. porifera). Die

Kalkskelete der fossilen Rugosen hatten wahrscheinlich eine ähnliche Entstehung wie die der Hexacorallia.

Die 2. Art von ectodermalen Korallenskeleten, die Hornskelete, die bei vielen Alcyonarien und bei den Antipatharien vorkommen, stellen gewöhnlich innen hohle Axenskelete dar, welche den Körper dieser stockbildenden Korallen durchsetzen und so die Gestalt der oft zierlich verzweigten Stöcke wiederholen. Es klingt auf den ersten Blick paradox, dass diese axialen Skelete ectodermal sein sollen. Zum Verständniss dieser Thatsache wollen wir die Bildung des Hornskeletes von Gerardia kurz schildern. Die Stöcke dieser Koralle bilden einen rindenartigen Ueberzug über fremde Gegenstände, mit Vorliebe über Achsenskelete anderer abgestorbener Alcyonarien. Die Fläche, mit der sie diesen Gegenständen aufsitzen und welche natürlich ectodermal ist, sondert nach aussen, also zwischen sich und der Unterlage, eine Hornlamelle aus, welche zusammen mit dem fremden Gegenstand (Achsenskelet einer andern Alcyonide) ein Achsenskelet des ganzen Stockes bildet. „Nun kommt es aber nicht selten vor, dass die Gerardiacolonie sich später weiter auszudehnen strebt, als die Unterlage es gestattet, und dann entstehen an ihren Aesten Wucherungen, welche junge Polypen tragen und in welche, im Zusammenhang mit der ursprünglichen hornigen Ausscheidung, neue Hornbildungen hineinragen, die zwar in ihrer Entstehung ganz mit der erstern übereinstimmen, aber keine fremden Körper mehr umschliessen“ [1]). Bei den übrigen mit einem hornigen Achsenskelet versehenen Alcyonarien ist die Bildung des Skeletes dieselbe (Fig. 82 B p. 105), nur dass der Theil des Achsenskelets, welcher einer fremden Unterlage aufsitzt, sehr reducirt, während der sich frei abhebende Theil sehr bedeutend entwickelt ist und die meist vielfach verästelte Hauptmasse des Skelets darstellt. Die hornigen Achsenskelete sind denn auch immer von einem ectodermalen Achsenepithel ausgekleidet. In den Achsenskeleten der Alcyonarien kann Kalk in geringerer oder grösserer, bisweilen vorherrschender Menge vorkommen. Bei Isis wechseln hornige mit kalkigen Gliedern ab. Sehr häufig enthält das Mesoderm der die Achsenskelete überziehenden Weichtheile der Korallenstöcke (Rinde) eingelagerte Kalkspicula. Es findet sich dann (z. B. bei Gorgonia) ein ectodermales horniges Achsenskelet und ein aus Kalkspicula gebildetes, mesodermales Rindenskelet.

2. Mesodermale Stützorgane.

Als ein solches Organ betrachten wir zunächst die dünne structurlose Membran, welche bei den Hydroiden am ganzen Körper das Ectoderm vom Entoderm sondert. Bei den craspedoten Medusen verdickt sie sich zu der mehr oder weniger stark entwickelten structurlosen elastischen Scheibengallerte; als dünne Membran erhält sie sich nur noch an den Tentakeln und meistens auch am Schlundrohr. Bei den Scyphomedusen ist die mesodermale Stützgallerte schon höher differenzirt, da in ihr Bindegewebszellen und Fasern vorkommen, die entweder Fortsätze solcher Zellen oder Differenzirungen der Intercellularsubstanz sind (Fig. 36 p. 40). In ähnlicher Weise findet sich eine mit Zellen durchsäte hyaline mesodermale Schicht bei den Korallen. Ueberall ist sie an den Tentakeln auf eine dünnere Lage reducirt. Bei manchen Korallen (den meisten Alcyoniden) finden sich in dieser Schicht die Skeletelemente. Sie bestehen aus verschieden gestalteten Kalkspicula, die

1) Nach Koch.

in besondern Zellen entstehen und in grösserer oder geringerer Menge vorkommen. Isolirt liegen sie z. B. im Mesoderm von Alcyonium und in den peripherischen Theilen (der sogenannten Rinde) des Stockes der Edelkoralle und anderer Formen. Bisweilen aber lagert sich zwischen den Spicula neue Kalksubstanz ab, welche dieselben zu einer festen Masse verkittet und so z. B. zur Bildung des in den Handel kommenden Achsenskeletes der Edelkoralle führt.

Die grösste histologische Differenzirung innerhalb der Cnidarien zeigt die auch als Stützgewebe fungirende Gallerte der Ctenophoren, indem sie Nerven-, Muskel- und Bindegewebselemente eingelagert enthält. Alle diese Elemente stellen gewöhnlich mehr oder weniger reichlich verästelte Fasern dar.

Mit Bezug auf den Ursprung der verschiedenen mesodermalen Stützbildungen ist Folgendes zu bemerken. Die homogene Stützmembran der Hydroiden und die ihr entsprechende Gallertsubstanz der Medusen, Korallen und Ctenophoren ist ein zwischen Ectoderm und Entoderm abgelagertes Ausscheidungsprodukt. Ob sich beide Blätter, oder nur eines von ihnen und welches an dieser Ausscheidung betheiligen, ist eine schwer zu entscheidende Frage. Die in der Gallerte liegenden zelligen Elemente hingegen scheinen fast durchgängig von einer Einwanderung von Zellen vom Ectoderm aus herzurühren. Bei Korallen wird das Ectoderm frühzeitig mehrschichtig. Die Zellen der tiefern Lagen werden dadurch, dass zwischen ihnen homogene Substanz auftritt, zu mesodermalen Bindegewebszellen. Manche Forscher betrachten deshalb auch das Korallenmesoderm nur als einen tiefer liegenden Theil des Ectoderm.

IX. Trichterhöhlen (Septaltrichter); Subgenitalhöhlen, Subgenitalsaal.

Diese Bildungen, die wir bei vielen Acraspeden antreffen (bei Craspedoten finden sich sehr selten analoge Bildungen), stellen bei den niedern Formen 4 interradiale trichterförmige Einsenkungen der Subumbrella im Umkreise des Schlundes dar (Fig. 99 H, I *st*, st_1 p. 129). Sie ragen in den die 4 Magentaschen trennenden Septen mehr oder weniger weit in die Darmhöhle vor. Bei Discomedusen werden sie zu den meist etwas flachern 4 interradialen Subgenitalhöhlen. Ihr Boden liegt der subumbralen Wand des Centralmagens, in welcher sich die Geschlechtsorgane entwickeln, dicht an. So wird die beide Höhlen trennende Membran zur Genitalmembran. Bei 2 Familien der Rhizostomeen, den Versuriden und Crambessiden, vereinigen sich die 4 Subgenitalhöhlen im Centrum der Umbrella zu einem geräumigen Subgenitalsaal (Porticus subgenitalis, Fig. 70 D *sgp* p. 84), der durch 4 interradiale Portale (*og*) an der Subumbrella sich nach aussen in die Schirmhöhle öffnet. Die dorsale Decke des Saales bildet die Genitalmembran, welche ihn von der darüber gelegenen Magenhöhle trennt. Der Subgenitalsaal scheidet den Centralmagen von dem Schlund. Beide bleiben nur durch 4 perradial verlaufende Kanäle (*pfk*) in Verbindung.

X. Die Geschlechtsorgane.

Die Cnidarien sind entweder getrennt geschlechtlich wie die Hydrozoen und Scyphozoen (mit vereinzelten Ausnahmen, z. B. Hydra, einige Cladonemiden, Cerianthus, Chrysaora), oder hermaphroditisch wie die Ctenophoren.

Bei den stockbildenden Cnidarien finden sich entweder, und das ist die Regel, männliche und weibliche Personen an einem und demselben Stock (monoecisches Verhalten), oder die Geschlechter sind auf verschiedene Stöcke vertheilt (dioeciisches Verhalten).

Hoden und Eierstöcke sind im ganzen sehr einfach gebaut; sie stellen Bläschen oder Ballen mit zahlreichen Ei- und Samenzellen auf verschiedenen Stadien der Entwicklung dar.

Bei Hydra liegen beiderlei Geschlechtsprodukte in der Tiefe des Körperepithels. Bei den übrigen stockbildenden Hydroiden treffen wir sie in besonders gestalteten, sogenannten medusoiden Personen, von denen wir weiter unten sprechen werden, in denen sie entweder von Anfang an gebildet werden oder in die sie secundär vom Stamm aus hineingelangen.

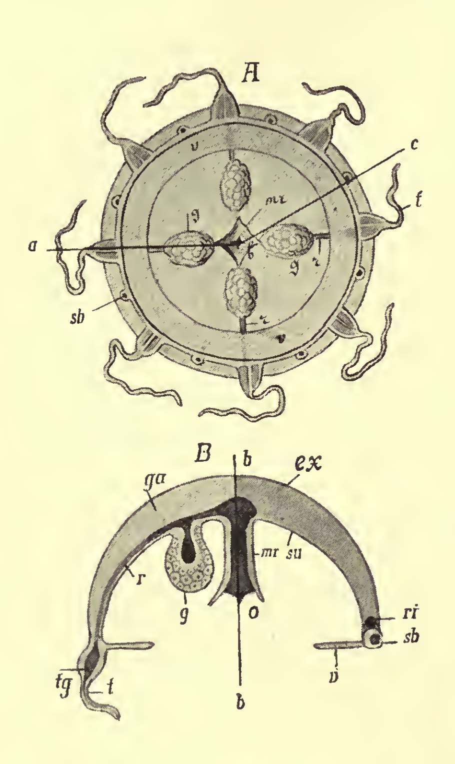


Fig. 77. **Eucope campanulata,** z. Th. nach Haeckel. **A** Von der Fläche. **B** Durchschnitt in der Richtung *a—b—c* der Fig. **A**. *a—b* Perradius, *b—c* Adradius, *t* Tentakel, *sb* Randbläschen, *g* Gonaden, *mr* Magenstiel, *r* Radialkanäle, *v* Velum, *ri* Ringkanal, *ex* Exumbrella, *su* Subumbrella, *ga* Gallerte, *tg* Tentakelgefäss, *b—b* Hauptachse.

Bei allen Medusen zeigen die Geschlechtsdrüsen oder Gonaden in ihrer Lage innige Beziehungen zu dem ernährenden Gastrokanalsystem. Bei den Craspedoten (Fig. 77) liegen sie in wechselnder Zahl entweder an der Wand des Mundrohres (Narcomedusen und Anthomedusen) oder im Verlauf der Radiärkanäle (Leptomedusen und Trachomedusen). Wo 4 Radiärkanäle vorhanden sind, finden sich 4 Gonaden, wo 8 Radiärkanäle vorhanden sind, 8 Gonaden. Bei wachsender Zahl der Radiärkanäle kann auch die Zahl der Gonaden zunehmen. Bei den Acraspeden entwickeln sich seltener 8, meistens 4 kuglige oder bandförmige, oft gefaltete, krausenförmige oder traubige, bisweilen recht ansehnliche Gonaden in der subumbralen Wand des Gastrokanalsystems, bald mehr gegen die Peripherie, bald mehr gegen den Centralmagen zu.

Bei den Pelagiden und Cyaniden hängen die Gonaden bruchsackartig als 4 Gastrogenitaltaschen an der Subumbrella in die Schirmhöhle herunter; bei den Rhizostomeen und Aureliden hingegen kommen sie an den obern Grund der Subgenitalhöhlen oder des Subgenital-Porticus zu liegen (Fig. 70 p. 84 *g*). Bei den Craspedoten gelangen die reifen Geschlechtsprodukte durch Bersten der Gonaden direkt nach aussen in die Schirmhöhle, bei den Acraspeden nach innen in den Hohlraum des Gastrokanalsystems und von da durch den Mund nach aussen.

Die Geschlechtsorgane der Korallen liegen in den Septen gegen deren freien, in die Gastralhöhle hineinragenden Rand zu.

Bei den hermaphroditischen Ctenophoren treffen wir sie an oder in der Wand der Rippengefässe, so zwar, dass an der einen Wand eines Rippengefässes die männlichen, an der gegenüberliegenden die weiblichen Geschlechtsprodukte liegen. An den 8 Gefässen sind die Ovarien den Perradien, die Hoden den Interradien zugekehrt. In jedem der von den Rippen geschiedenen 8 Meridianfeldern des Körpers kommen also entweder 2 Ovarien, oder 2 Hoden vor. Die reifen Geschlechtsprodukte fallen in die Rippengefässe und gelangen von hier durch das Gastrokanalsystem in den Magen und Schlund und durch den Mund nach aussen.

Besondere Leitungswege der Geschlechtsprodukte und besondere Begattungsapparate sind bei den Cnidarien nicht entwickelt.

Was den Ursprung der Geschlechtsprodukte anlangt, so lässt sich im allgemeinen sagen, dass sie bei sehr vielen Hydrozoen aus dem Ectoderm, bei deu Scyphozoen aus dem Entoderm sich entwickeln. Ueber den ersten Ursprung der Geschlechtsprodukte bei den Ctenophoren haben sich die Forscher noch nicht einigen können. Da bei den Hydroiden die Geschlechtsprodukte bei den einen Formen aus dem Ectoderm, bei verwandten Formen aus dem Entoderm hervorgehen, so dürfte dem Orte der Entstehung nicht eine zu grosse Bedeutung zuzuschreiben sein.

XI. Die „Schichtung“ des Cnidarienkörpers.

Bei den niedersten Cnidarien besteht der Körper zeitlebens aus 2 durch eine Stützlamelle getrennten Epithelschichten, ähnlich den beiden epithelialen Keimblättern der Gastrulalarve. Die Muskulatur wird durch Fortsätze gewöhnlicher Epithelzellen gebildet. Nur die Geschlechtsprodukte entstehen und liegen in der Tiefe des Epithels.

Mit fortschreitender Complication des Organismus zeigt sich nun eine Tendenz gewisser Gewebe und Organe, sich aus dem Verbande des Epithels loszulösen und sich unter dasselbe zu verlagern. Dieser Tendenz folgen die verschiedenen Gewebe und Organe ungefähr in folgender Reihenfolge.

1. Die Geschlechtsorgane, die schon bei den niedersten Cnidarien subepithelial sind und bei höhern Cnidarien sogar ganz oder theilweise in die Gallerte zu liegen kommen.

2. Bindegewebselemente, die in die zu einer Gallerte entwickelte Stützmembran einwandern.

3. Die Muskulatur, deren Elemente sich zunächst zu einer subepithelialen Muskellage anordnen und dann sogar (wenigstens theilweise) ebenfalls in die Gallerte hineinrücken.

4. Viel geringer ist die Tendenz zu einer Verlagerung in die Tiefe des Körpers beim Nervengewebe. In Folge des untrennbaren Zusammenhanges des Nervensystems einerseits mit den Sinnesorganen, die, ihrer Leistung entsprechend, an der Oberfläche verharren, und der nach der Tiefe strebenden Muskulatur anderseits, nimmt das Nervensystem eine mittlere Lage ein.

Wir constatiren also bei den Cnidarien die fortschreitende Ausbildung einer zwischen dem äussern Körperepithel und innern Darmepithel liegenden Zwischenschicht, die aus ganz heterogenen und für

sich entstandenen Theilen, Bindegewebe, Muskulatur, Nervensystem und Geschlechtsorganen besteht. Aus dem äussern Epithel stammt vornehmlich das Bindegewebe und Nervensystem, während Muskulatur und Geschlechtsprodukte sowohl vom äussern, als vom innern Epithel geliefert werden können.

Es liegt auf der Hand, dass die Ausbildung einer solchen Zwischenschicht, die wir als Mesoderm bezeichnen, die nothwendige Vorbedingung einer höhern organologischen Differenzirung des Körpers ist.

XII. Fortpflanzung.

A) Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. Stockbildung. Arbeitstheilung und Polymorphismus.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung ist neben der geschlechtlichen in der Klasse der Cnidarien sehr verbreitet. Nur bei Ctenophoren ist sie nicht beobachtet worden.

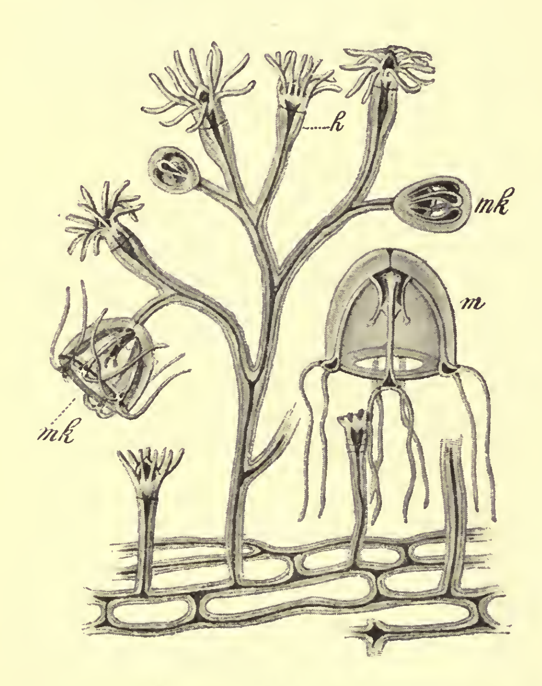


Fig. 78. **Bougainvillea ramosa**, nach ALLMAN, mit knospenden Medusen. *h* Nährpolypen, *mk* Medusenknospen, *m* losgelöste junge Meduse (**Margelis ramosa**).

Bei Hydra finden wir die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospung neben der geschlechtlichen am erwachsenen Thiere. Es bilden sich Knospen als hohle Ausstülpungen der Leibeswand. Diese Knospen wachsen. An ihrem distalen Ende bricht eine Mundöffnung durch, und in ihrem Umkreis entstehen durch neue Ausstülpungen die Tentakel. Solche Knospen können sich vom Mutterthiere loslösen oder sie können in geringer Anzahl längere Zeit mit ihm vereinigt bleiben. In letzterem Falle entstehen kleine Hydrastöcke mit gleichartigen Einzelpersonen.

In ähnlicher Weise entstehen bei den meisten Hydroiden oft zierlich und reichlich verästelte Stöckchen (Fig. 78). Die Einzelpersonen solcher Stöckchen sind aber nicht alle gleichartig, sondern es hat sich in Folge mehr oder weniger weit gehender Arbeitstheilung ein Di- oder Polymorphismus derselben ausgebildet. Wir unterscheiden zunächst: 1) sterile Nährpersonen, welche auf der Stufe eines Hydroiden stehen bleiben und die Ernährung des Stockes übernehmen, an welchem die Darmhöhlen aller Einzelpersonen mit einander in Communication bleiben; 2) Geschlechts-

personen. Diese übernehmen die Aufgabe, die Geschlechtsprodukte zur Reife zu bringen, sie gleichsam auszusäen und zu verbreiten, so dass die aus den befruchteten Eiern hervorgehende junge Hydroid-Brut an neuen Stellen sich festsetzen und neue Stöcke bilden kann. Die zu einer freischwimmenden Lebensweise bestimmten Geschlechtspersonen, die an einem Hydroid-Stocke knospen, erlangen einen dieser Lebensweise entsprechenden Bau, sie werden zu jungen, craspedoten Medusen, die sich vom Stocke loslösen, fortschwimmen und — oft nach mehr oder weniger langen Metamorphosen — die Geschlechtsprodukte zur Reife bringen. Dass die craspedote Meduse nur eine in Anpassung an die freischwimmende Lebensweise umgewandelte Hydroidform ist, haben wir schon betont. Aus beistehenden Abbildungen (Fig. 79 A—E) ist ersichtlich, wie sich eine Knospe eines Hydroidstöckchens zu einer craspedoten Meduse entwickelt.

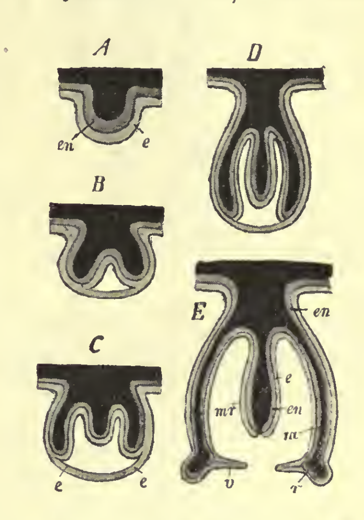


Fig. 79. *A*, *B*, *C*, *D*, *E* Schemata zur Erläuterung der Bildung einer craspedoten Meduse durch Knospung an einer Hydroide. Schwarz: Darmhöhlen. *en* Entoderm, *e* Ectoderm, *mr* Magenrohr, *v* Velum, *ra* Radialkanal, *r* Ringkanal.

Die Ausbildung freischwimmender Geschlechtspersonen bietet noch den Vortheil, dass sie die Fremdbefruchtung ermöglicht.

Bei zahlreichen Hydroiden aber entstehen wohl durch Knospung am Stocke Geschlechtspersonen, deren Bau sich mehr oder weniger dem einer Meduse nähert, ihn aber nicht erreicht. Solche medusoide Geschlechtspersonen oder Gonophoren (Fig. 80) lösen sich nicht mehr als freischwimmende Medusen los, sondern sie entwickeln die Geschlechtsprodukte, indem sie mit dem Stocke in Verbindung bleiben. Es ist nicht wohl möglich, die verschiedenen Arten von medusoiden Gemmen als Stadien in der Ausbildung der Medusenform zu deuten, da man nicht einsehen kann, welchen Vortheil die geringere oder grössere Ausbildung der Medusenform diesen festsitzenden Geschlechtspersonen darbieten könnte. Sie müssen vielmehr als ebenso viele Stadien der Rückbildung betrachtet werden, bedingt dadurch, dass sich die Geschlechtsgemmen nicht mehr als freischwimmende Medusen vom Stocke loslösen. Die Rückbildung kann so weit gehen, dass die ursprüngliche Medusenorganisation ganz unkenntlich geworden ist (Fig. 80 C).

Die Arbeitstheilung zwischen den Personen eines Stockes geht bei einzelnen Hydroiden noch weiter und führt zur Bildung polymorpher Stöcke. Ausser den gewöhnlichen Nähr- und Geschlechtspersonen können noch mund- und tentakellose Taster und dornartige, mit hartem Peridermskelet ausgerüstete Schutzpersonen vorkommen, zwischen die sich die übrigen Personen zurückzuziehen vermögen.

Relativ selten ist die Fortpflanzung durch Knospung und Theilung bei der Medusenform der Hydrozoen, bei craspedoten Medusen überhaupt. Knospung ist bis jetzt innerhalb der Abtheilung der Anthomedusen in der Familie der Sarsiadae beobachtet worden. Hier bilden

sich zahlreiche Knospen entweder am Schirmrand oder am sehr langgestreckten Magenstiel. Diese Knospen wachsen zu dem Mutterthiere ähnlichen jungen Sarsien heran, die sich dann loslösen und für sich frei herumschwimmen. Es kommt also hier zur Bildung freischwimmender

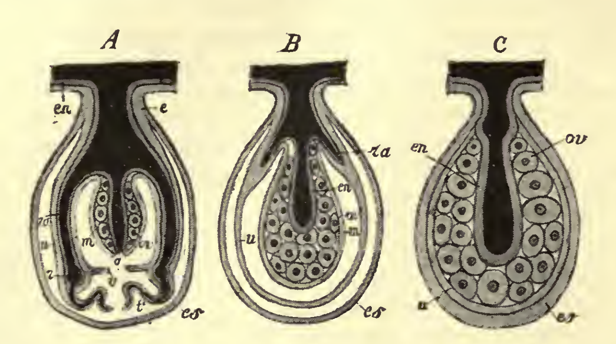


Fig. 80. *A*, *B*, *C* Drei verschiedene Typen von Gonophoren von Hydrozoen. *e* Ectoderm, *en* Entoderm, *es* äussere ectodermale Hülle der Gonophoren, *u* Umbrella oder Schirm, *ra* Radialkanal, *r* Ringkanal, *t* Tentakel, *m* Magenstiel, *o* Mund, *ov* Gonade (Ovarium), *v* Velum.

Medusenstöcke ohne Arbeitstheilung und ohne Polymorphismus der Einzelpersonen. Auch gelangen die Medusen erst nach ihrer Loslösung vom Mutterthiere zu vollständiger Ausbildung.

Auch Fortpflanzung durch fortgesetzte Zweitheilung ist bei Craspedoten beobachtet worden. In einzelnen Fällen (Gastroblasta) entstehen eigenthümliche freischwimmende Medusenstöcke, die folgenden Bau haben. Eine einheitliche, am Rande mit Tentakeln und Randbläschen versehene Meduse trägt an ihrer Subumbrella zahlreiche Magenschläuche. Die Zahl dieser Magenschläuche bestimmt die Zahl der Einzelpersonen des Stockes, die insofern unvollständig von einander getrennt sind, als ihre Scheiben nie zur Sonderung gelangen.



Fig. 81. Polydiske Strobila von Aurelia aurita, nach Haeckel.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch eine Art Theilung kommt auch bei Jugendformen von Discomedusen (z. B. Aurelia) vor, nämlich bei dem als Scyphistoma bekannten und oben charakterisirten festsitzenden Jugendstadium. Im einfachsten Falle (monodiske Strobila) schnürt sich die Scheibe des Scyphistoma (Ephyra) vom Stiele ab, an dem sich nachher gleichsam durch Regeneration eine neue Scheibe entwickelt. Meistens aber kommt es schon zur Bildung neuer Scheiben zwischen dem Stiel und den ältern Scheiben, bevor sich die letztern abgelöst haben; dann haben wir die typische (polydiske) Strobila (Fig. 81) vor uns.

Sehr allgemein verbreitet ist Fortpflanzung durch Knospung und unvollständige Theilung bei den Korallen. Nur bei den nackten Actinien kommt sie selten vor. Sie führt zur Bildung jener zum Theil sehr voluminösen Korallenstöcke, deren Skelete von den Riff- oder Steinkorallen, oder von der Edelkoralle und andern Alcyonarien her allgemein bekannt sind. Am besten untersucht ist die Knospung und Stockbildung bei den Alcyonarien. Von irgend einer Stelle des Mutterpolypen aus bilden sich Ausstülpungen, sogenannte Stolonen, die in für die einzelnen Gruppen charakteristischer Anordnung sich am Mutterpolypen bilden. Sie sind entweder einfach oder netzförmig verästelt. Durch neue Ausstülpungen und locale Erweiterungen der in ihnen enthaltenen ento-

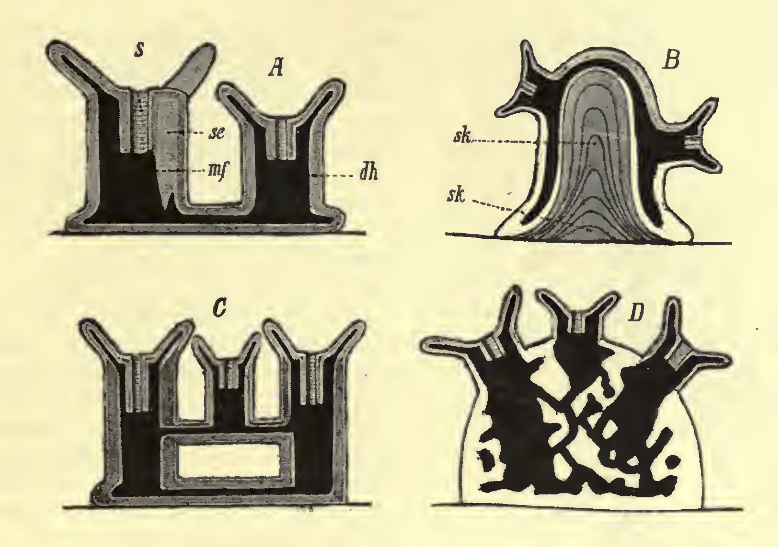


Fig. 82. **Schemata zur Veranschaulichung der Knospung und Stockbildung bei verschiedenen Alcyonarien.** *A* Allgemeines Schema, *B* Gorgonia, *C* Tubipora, *D* Alcyonium. Schwarz: die Höhlungen des Gastralsystems. *s* Schlund, *se* Septen, *mf* Mesenterialwülste, *dh* Gastralhöhle, *sk* Achsenskelet, in übereinander liegenden Schichten gezeichnet, zur Veranschaulichung seiner Entstehungsweise.

dermalen Kanäle entstehen an diesen Stolonen junge Tochterthiere, an denen sich der Mund, das Schlundrohr, die Septen und Tentakel bilden. So entstehen Stöcke von Personen, deren Gastralhöhlen immer, wie auch bei den Riffkorallen durch ein charakteristisch angeordnetes Kanalsystem mit einander in Verbindung bleiben. Die obenstehenden Abbildungen (Fig. 82 A—C) veranschaulichen in schematischer Weise die Art der Knospung und den Beginn der Stockbildung bei verschiedenen Alcyonarien.

Auch bei Alcyonarien kommt Arbeitstheilung und Di- oder Polymorphismus der Einzelpersonen (Zooide) vor. So kommen neben den normalen Personen solche ohne Tentakel und mit der Zahl nach reducirten (2) Septen vor, die die Aufnahme von Wasser in das Kanalsystem besorgen.

XIII. Der Organismus der Siphonophoren.

Es ist am zweckmässigsten, den Bau der Siphonophoren an dieser Stelle zu besprechen, da er nur aus den Erscheinungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Knospung, der Stockbildung und den Wirkungen der Arbeitstheilung zu erklären und zu verstehen ist. — Die Siphonophoren werden in der That schon seit längerer Zeit von den meisten Forschern als polymorphe Thierstöcke betrachtet, ohne dass freilich die Zoologen in der Deutung der einzelnen Theile zu einer einheitlichen Auffassung gelangt wären.

Die folgende Darstellung schliesst sich im ganzen an die neueste von HAECKEL vertretene Ansicht an.

Zu der Klasse der Siphonophoren werden bis jetzt zwei Thiergruppen vereinigt, die, abgesehen davon, dass beide Medusenstöcke darstellen, nichts mit einander gemein und jedenfalls einen ganz verschiedenen Ursprung haben. Ich will deshalb diese beiden Gruppen, 1) die Siphonanthen und 2) die Disconanthen, gesondert behandeln.

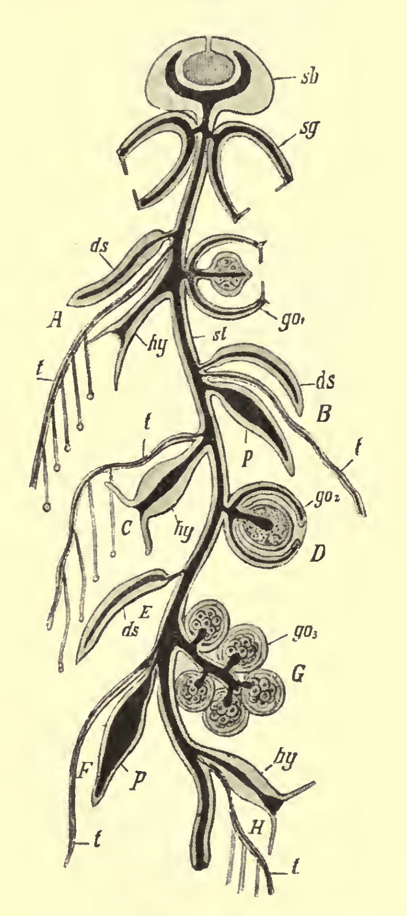


Fig. 83. **Schematische Darstellung der Organisation eines Siphonanthenstockes.** *sb* Schwimmblase, *sg* Schwimmglocke, *ds* Deckstücke, *t* Tentakel, go_1 go_2 go_3 Gonophoren, *hy* Mund- oder Magenstiele (Siphonen), *p* Taster oder Fühler. *A—H* Verschiedene Gruppen von Anhängen, die in dieser Weise nie zusammen bei einer Siphonanthenart vorkommen. Schwarz: das Gastralsystem.

I. Die Siphonanthen

können wir in der Weise als Stöcke craspedoter Medusen auffassen, dass wir ihren ganzen Körper vergleichen mit einer craspedoten Meduse, an deren Magenstiel durch Knospung zahlreiche junge Medusen entstehen, ähnlich, wie dies etwa bei Sarsia siphonophora der Fall ist. Während aber die Muttermeduse der Sarsia radiär gebaut ist und die an ihrem Magenstiel knospenden Tochtermedusen alle unter sich und dem Mutterthier gleich sind, ist das Mutterthier einer Siphonanthe, das hier als Jugendstadium, als Larve derselben auftritt, eine stark umgewandelte Meduse. Ihre Scheibe ist meist zu einem Luftsack umgebildet, sie besitzt nur einen Tentakel (was auch bei Craspedoten vorkommt); ihr Magenstiel ist zu dem meist sehr langgestreckten „Stamme“ der Siphonanthen verlängert. Die am Stamme knospenden Tochtermedusen sind

weder unter sich, noch dem Mutterthiere gleich. Sie theilen sich in die gemeinsame Arbeit und sind in Folge dessen ihrer speciellen Funktion adäquat verschiedenartig umgebildet.

Wenn wir nun den Körper einer Siphonanthe etwas genauer betrachten, so wollen wir zunächst diejenigen Theile genauer ins Auge fassen, die wir mit den Theilen oder Organen der Muttermeduse einer proliferirenden Craspedote vergleichen können (Fig. 83).

A. Die am obern Ende des Stammes gelegene Pneumatophore oder Schwimmblase. Diese entspricht einem umgewandelten Medusenschirm. (Sie fehlt nur bei der Ordnung der Calyconecten, wo

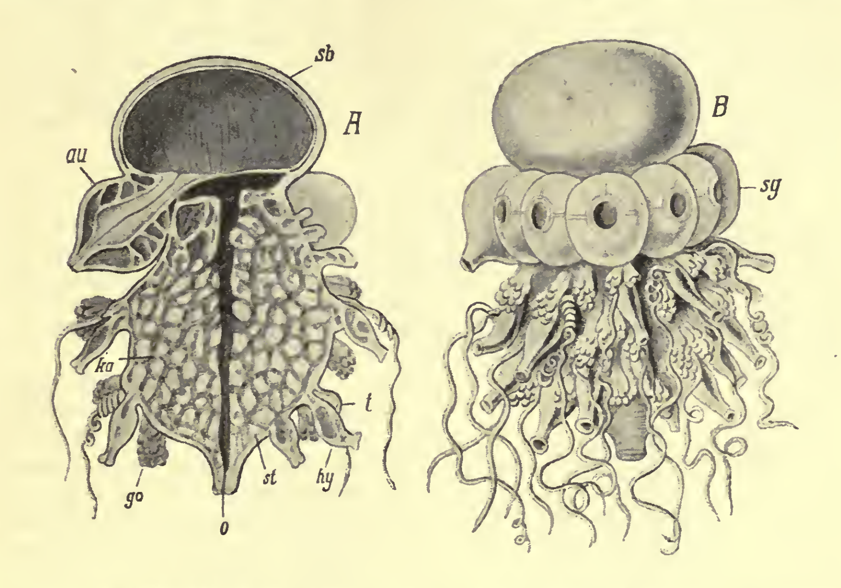


Fig. 84. Stephalia corona, nach HAECKEL. *A* Der Länge nach halbirt, *B* Habitusbild. *sb* Schwimmblase, *au* Aurophor, *sg* Schwimmglocken, *ka* Kanalsystem des Stammes (Hauptmagen *st*), *go* Gonophorentrauben, *o* Oeffnung (Mund) des Stammes (Hauptmagenschlauch *st*), *hy* Magenschläuche (Siphonen), *t* Tentakel.

der Schirm der als Larve auftretenden Muttermeduse sich zu der ersten provisorischen Schwimmglocke entwickelt, die dann abgeworfen wird.) An einer Stelle der Exumbrella bildet sich frühzeitig eine Luft absondernde Einstülpung, der Luftsack, der sich so stark ausdehnt, dass er weitaus den grössten Theil der ursprünglichen Scheibe repräsentirt, stets aber durch die Einstülpungsöffnung (den Porus des Luftsackes) mit der Aussenwelt in offener Communication bleibt. — Um den Luftsack herum finden sich in der so modifizirten und mehr oder weniger kugelförmig gewordenen Scheibe 8 (seltener 4 oder 16) durch Septen getrennte, entodermale Taschen, die unter dem Luftsack in einander und in den entodermalen Achsenkanal des Stammes einmünden. Diese Taschen entsprechen den Radiärkanälen einer Meduse. — Die Pneumatophore dient als hydrostatischer Apparat, der den ganzen Siphonophorenstock im Wasser schwebend erhält. Die Luft kann durch den Porus des Luftsackes nach aussen entleert und nachher durch das ectodermale Drüsenepithel im Grunde des Luftsackes von neuem ausgeschieden werden.

B. Von den Tentakeln kommt nur einer zur Ausbildung. Er ist vom Rande der Scheibe auf die Subumbrella an die Basis des Stammes gerückt und wird wahrscheinlich meist frühzeitig abgeworfen.

C. Der Stamm der Siphonanthe, welcher gewöhnlich langgestreckt röhrenförmig und contractil, seltener verkürzt und flächenartig ausgebreitet ist, entspricht dem Magenstiel einer Meduse. Nur selten findet sich an seinem untern Ende noch eine Oeffnung (primäre Mundöffnung). Die Ansicht, dass diese drei Theile zusammen einer Meduse äquivalent sind, erhält, wie zum Theil schon aus dem Gesagten hervorgeht, eine Stütze durch ontogenetische Beobachtungen. Die aus dem befruchteten Ei sich entwickelnde Gastrula bildet sich zu einer Siphonanthen-Larve aus, welche zunächst nur eben diese drei Theile, Schirm, Tentakel und Magenstiel, besitzt. Diese medusoide Larve ist bilateral symmetrisch. Ihr Schirm zeigt eine tiefe Spalte, sie besitzt nur einen Tentakel, ihr Magenstiel ist mit Dotter erfüllt. Dann entsteht durch Knospung am Magenstiel der Siphonophorenstock.

Betrachten wir nun die polymorphen Anhänge am Stamme der Siphonanthen, die wir mit den am Magenstiel von Sarsia siphonophora knospenden Tochtermedusen verglichen haben. Alle diese Anhänge sind am Stamme in einer Linie, deren Lage man als ventral bezeichnet, angeordnet. Die Linie wird gewöhnlich durch eine spiralige Drehung des Stammes zu einer Spirale.

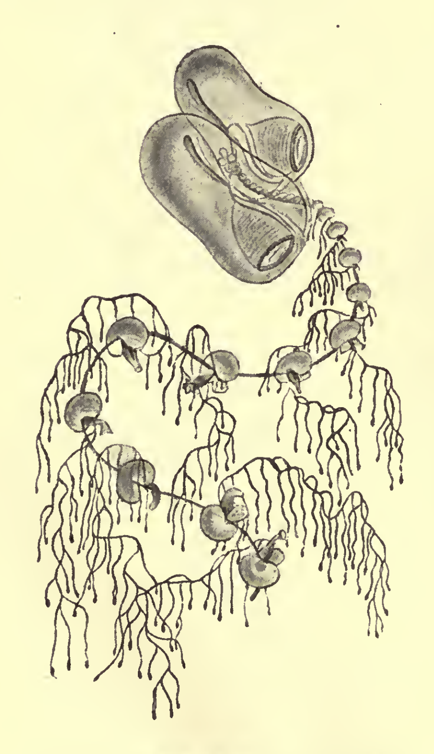


Fig. 85. **Praya galea**, nach Haeckel.

Zu oberst am Stamme, unter der Pneumatophore (wo eine solche vorhanden ist), sind die sogenannten Schwimmglocken oder Nectophoren inserirt, die nur bei den Cystonecten fehlen. Die Schwimmglocken besorgen ausschliesslich und allein für den ganzen Stock die Fortbewegung. Sie haben alle diejenigen Organe der Meduse, die nicht für diese ausschliessliche Funktion von Nutzen, ihr vielmehr hinderlich sind, verloren, so vor allem Mund, Magenstiel und die Tentakel. Das Bewegungsorgan der Meduse, die Scheibe oder Umbrella, ist aber um so stärker entwickelt: sie ist hoch gewölbt mit kräftiger Ringmuskelschicht an der Subumbrella. Ihr Rand springt in Form eines ächten Velum vor. An der Basis des Velum verläuft der Ringkanal, in welchen die 4 Radialkanäle einmünden. Die Schwimmglocken sind mit ihrem aboralen oder Scheitel-

pole so am Stamme inserirt, dass die Oeffnung der Glocke von der Spitze des Stammes weg, nach unten und aussen gekehrt ist.

Wenn die Schwimmglocken sich contrahiren und so das Wasser aus ihrer Subumbralhöhle nach unten ausstossen, so wird der ganze Stock durch den Rückstoss in der entgegengesetzten Richtung, also nach oben, fortgetrieben. Die Schwimmglocken sind nicht regulär, sondern bilateral symmetrisch gebaut, was sich aus ihrer Insertion am Stamme und aus der Lage erklärt, die sie einnehmen müssen, um eine Fortbewegung des ganzen Stockes zu erzielen. Was die Zahl und Anordnung der Schwimmglocken anbetrifft, so finden wir entweder eine oder zwei gegenständige oder mehrere. oft sehr zahlreiche Schwimmglocken, die entweder zweizeilig oder mehrzeilig oder im Kranze um den Stamm angeordnet sind. Immer aber liegen die Ansatzstellen der Glocken in einer oft gestreckten, oft sehr gedrückten Spirale. Die Richtung der Windung dieser Spirale ist derjenigen entgegengesetzt, in der die Spirale der übrigen Stammanhänge gewunden ist. Der entodermale Achsenkanal des Stammes steht mit den am Scheitelpole sich vereinigenden Radialgefässen jeder einzelnen Schwimmglocke in offener Communication.

Unterhalb der Schwimmglocken trägt nun der Stamm folgende verschiedene Arten von Anhängen, die wir ebenfalls als modifizirte Medusen betrachten.

A. Die Gonophoren oder Geschlechtspersonen (Fig. 83 go_1, go_2, go_3). Diese haben ausschliesslich die Funktion übernommen, die Geschlechtsprodukte zu erzeugen. Sie sind entweder männlich oder weiblich. Die typische Organisation einer craspedoten Meduse ist bei ihnen noch am getreuesten erhalten. Sie besitzen eine glockenförmige Umbrella mit Velum, Ringkanal und Radiärkanälen, ferner einen in die Subumbralhöhle hineinragenden Magenstiel (bisweilen noch mit Mundöffnung), in dessen Wand, ähnlich wie bei den Codoniden unter den craspedoten Medusen, die Geschlechtsprodukte entstehen. Die Umbrella ist hier wahrscheinlich ein Schutzapparat. Bisweilen sind noch Tentakelrudimente am Scheibenrande vorhanden. Bisweilen ist aber auch die ganze medusoide Gestalt beträchtlich rückgebildet.

B. Sterile Personen. Diese besorgen die Funktionen der Nahrungsaufnahme, der Verdauung, des Schutzes, der Tastempfindung u. s. w. Der Medusenbau ist bei ihnen stets, oft bis zur Unkenntlichkeit, verwischt. Wir können folgende verschiedene Arten solcher sterilen Personen unterscheiden.

a) Personen, bei denen noch folgende typische Organe einer Meduse zu erkennen sind: 1. ein verschieden gestaltetes Deckstück als Umwandlungsprodukt der Umbrella. Es dient als Schirm oder Schild und bietet nicht nur den anderen Theilen der eigenen Person, sondern auch benachbarten Personen Schutz, indem sie sich unter dasselbe zurückziehen können. 2. Der Mund- oder Magenstiel (Sipho), das Hauptorgan der Nahrungsaufnahme und Verdauung. Der Sipho ist oft gestielt; der Mundrand trichterförmig verbreitert oder in 4 Zipfel ausgezogen oder rüsselartig verlängert. 3. Ein sehr contractiler Tentakel oder Fangfaden, der an die Basis des Magenstieles verlagert ist. Der Tentakel ist einzeilig gefiedert, d. h. mit einer Reihe von Seitenzweigen versehen, deren Enden mit Nesselknöpfen bewaffnet sind. Eine solche sterile Person besorgt also zugleich die Funktionen der Nahrungsaufnahme und des Schutzes (Fig. 83 A).

b) Personen, die sich von den eben beschriebenen dadurch unterscheiden, dass der contractile, hohle Siphon den Mund eingebüsst hat und zu einem Taster oder Fühler umgewandelt erscheint. Der Tentakel an der Basis des Tasters ist zu einem ungefiederten, langen, sehr retractilen Fühlfaden geworden (Fig. 83 B).

c) Personen, an denen die Umbrella ganz rückgebildet ist und die nur noch aus Siphon nebst Tentakel bestehen (Fig. 83 C).

d) Personen, die ausschliesslich die Funktion des Schutzes beibehalten haben und bei denen nur noch die Umbrella in Form eines Deckstückes zur Ausbildung gelangt, während die Bildung von Siphon und Fangfaden unterdrückt ist (Fig. 83 E).

e) Personen, die auf den Taster, ohne Deckstücke und ohne Fühlfäden reducirt sind.

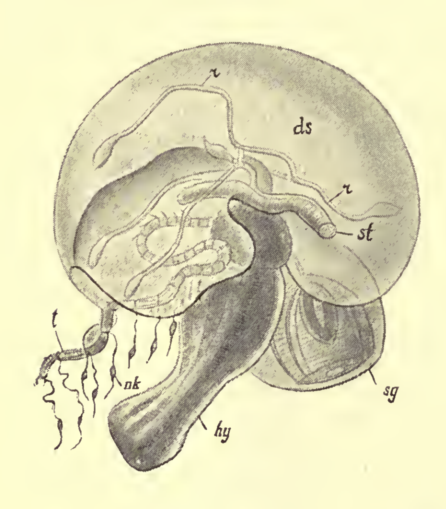


Fig. 86. **Einzelnes Cormidium (Eudoxia) von Praya galea,** nach HAECKEL. *ds* Deckstück, *r* Radialkanäle desselben, *st* Stammstück, *hy* Sipho oder Magenstiel, *t* Tentakel, *nk* Nesselknöpfe, *sg* Gonophore.

C. Special-Schwimmglocken. Solche in ihrem Baue mit den gewöhnlichen, am obern Ende des Stammes befindlichen Schwimmglocken übereinstimmende Nectophoren kommen bei einigen Siphonanthen auch am übrigen Theile des Stammes vor.

Diese verschiedenen Anhänge oder heteromorphen Personen, von denen mehrere fehlen können, kommen nun in verschiedener, oft sehr charakteristischer Anordnung und Vertheilung am Stamme vor. Sie sind zunächst bei vielen Siphonanthen zu distinkten, in regelmässigen Abständen sich wiederholenden, durch Internodien am Stamme getrennten Gruppen angeordnet.

Es kommen folgende Hauptmodifikationen in der Zusammensetzung einer solchen Gruppe vor, die man als Cormidium bezeichnet.

A. Das Cormidium besteht 1. aus einer Gonophore und 2. aus einer sterilen Person mit Deckstück, Sipho und Fangfaden (Fig. 86).

B. Zu diesen 2 Personen kommt noch eine Special-Schwimmglocke als 3. Person hinzu.

C. Das Cormidium besteht 1. aus einer oder mehreren Gonophoren; 2. aus einer sterilen Person mit Siphon und Tentakel, aber ohne Deckstück.

D. Es besteht 1. aus einer oder mehreren Gonophoren; 2. einem Sipho mit Tentakel, aber ohne Deckstück; 3. einem oder mehreren Palponen mit Tentakel, aber ohne Deckstück.

E. Es besteht 1. aus einer Gruppe von Gonophoren; 2. einem Sipho nebst Tentakel; 3. einem oder mehreren Palponen ohne Tentakel;

4. mehreren Deckstücken, die vielleicht zum Theil zu den Palponen und zum Sipho gehören.

Seltener finden sich in einem Cormidium mehrere Siphonen mit Tentakeln.

Die sub A und B erwähnten Cormidien können sich vom Stamme loslösen und erst als freischwimmende Eudoxien (A) oder Ersaeen (B) in ihren Gonophoren die Geschlechtsprodukte zur Reife bringen. Aus dem befruchteten Ei geht dann wieder eine medusoide Siphonophorenlarve und aus dieser durch Knospung der polymorphe Siphonanthenstock hervor.

Bei manchen Siphonanthen ist die Anordnung der heteromorphen Personen am Stamme zu besonderen Cormidien entweder mehr oder weniger undeutlich (z. B. Rhizophysa, mehrere Agalmiden und Forskaliden) oder ganz unterdrückt, so dass die einzelnen Personen regellos am Stamme vertheilt sind (Physalia, Agalmopsis). Dann treten die Personen gewöhnlich als Anhänge auf, bei denen, abgesehen von den in Gruppen oder Trauben stehenden Gonophoren, der medusoide Bau mehr oder minder vollständig rückgebildet ist: Siphonen mit Tentakel, Taster mit oder ohne Fühlfaden; isolirte Deckstücke.

Diese zertreute Anordnung wird auch so erklärt, dass die zu einer sterilen Person gehörenden Theile, als da sind Sipho — oder Taster — Deckstück und Tentakel sich von einander entfernen, sich dislociren und gesondert am Stamme entstehen und dass sich diese dislocirten Theile oder Organe einer Person für sich multipliciren können.

II. Die Disconanthen
(Discalia, Porpita, Porpalia, Velella)

sind ganz anders zu deuten als die Siphonanthen. Wie die Ontogenie und vergleichende Anatomie übereinstimmend und überzeugend lehren, sind diese Thiere als Medusen mit randständigen Tentakeln aufzufassen, die in der Mitte der Subumbrella in typischer Weise ihren Magenstiel mit Mund (Hauptsiphon) besitzen, daneben aber durch Knospung an der Subumbrella (ähnlich wie dies bei Gastroblasta der Fall ist) secundäre Siphonen oder Palponen erzeugen, aus deren Wand die medusenförmigen Gonophoren hervorknospen (Fig. 87). Alle Tentakel gehören dem Rande der ungetheilt sich forterhaltenden Medusen-Umbrella an. Im Schirme (auf dem sich bei Velella ein vertikaler, meist diagonal gerichteter Kamm erhebt) entwickelt sich an der exumbralen Seite ein oft sehr complicirt gebauter, vielkammeriger, ursprünglich achtstrahliger Luftbehälter, dessen Kammern durch zahlreiche Poren nach aussen münden. Die Jugendformen der Disconanthen sind typische Medusen mit 8 (später 16) Tentakeln am Scheibenrand und mit einem einzigen, centralen Magenstiel oder Siphon. Die Gonophoren lösen sich als freischwimmende, medusoide Geschlechtspersonen ab, um erst nach ihrer Trennung die Geschlechtsprodukte zur Reife zu bringen.

Die hier vorgetragene Auffassung des Siphonophorenkörpers nimmt eine vermittelnde Stellung ein zwischen zwei diametral entgegengesetzten Theorien, von denen jede schon seit langem ihre Vertreter gefunden hat. Nach der einen Theorie entspricht der ganze Siphonophorenkörper einer

einzigen Medusen-Person und alle ihre einzelnen Anhänge: die Schwimmglocken, Siphonen, Taster, Tentakel und Gonophoren sind weiter nichts als dislocirte Organe dieser Meduse, deren Zahl sich durch Multiplikation vermehrt. — Nach der andern Theorie ist der Siphonophorenkörper ein freischwimmender, polymorpher Hydroidenstock und jeder einzelne der eben citirten Anhänge, auch jeder Tentakel, ist als eine mehr oder minder modifizirte und an die specielle Funktion in Folge weitgehender Arbeitstheilung angepasste Person zu betrachten, also entweder als ein umgewandeltes Hydroid, oder, wie z. B. die Schwimmglocken und Gonophoren, als umgewandelte Medusen.

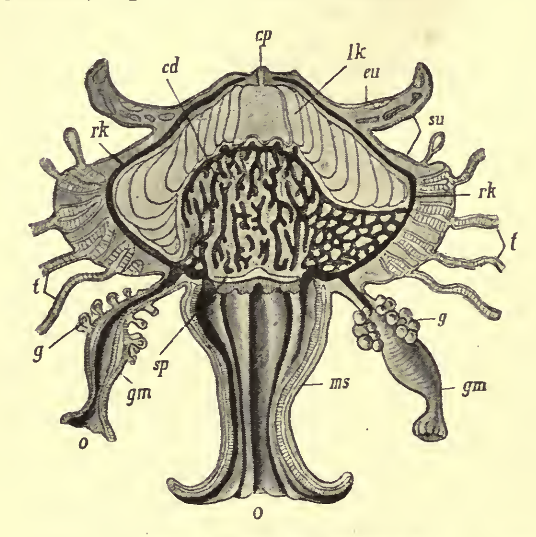


Fig. 87. Porpalia prunella, nach HAECKEL. *cd* Centraldrüse, *lk* Luftkammer, *cp* Centralporus derselben, *rk* Radialkanal, *sp* Stützplatte, *eu* Exumbrella, *su* Subumbrella, *t* Tentakel, *g* Gonaden, *o* Mund, *ms* Hauptsipho, *gm* Nebensiphonen.

XIV. Lebensgeschichte der Cnidarien. Generationswechsel.

Auf die specielle Ontogenie der Cnidarien, die Anlage der Schichten des Körpers, die Entwickelung der Organe werden wir später zurückkommen. Hier wollen wir uns darauf beschränken, den allgemeinen Verlauf der Lebensgeschichte darzustellen.

Hydra pflanzt sich zugleich ungeschlechtlich durch Knospung und geschlechtlich durch befruchtete Eier fort. Aus diesen letztern gehen durch einen allmählichen Entwickelungsvorgang wieder Hydren hervor.

Bei sehr vielen Hydromedusen entsteht aus dem befruchteten Ei ebenfalls eine sich festsetzende Hydroidform, aus der durch Knospung ein mindestens dimorphes, oft polymorphes Hydroidstöckchen hervorgeht. Die einen Knospen werden zu sterilen Nährpersonen, die andern zu Geschlechtspersonen. Letztere lösen sich als freischwimmende, craspedote Medusen (Fig. 78 p. 102 *m*) vom Stocke los und erzeugen die Geschlechtsprodukte. Aus dem befruchteten Ei geht dann wieder ein sich festsetzendes Hydroid hervor. In den Entwickelungscyclus finden wir also hier gleichsam 2 aufeinanderfolgende Generationen eingeschaltet, 1. das di- oder polymorphe, sich durch Knospung vermehrende Hydroidstöckchen und 2. die durch Knospung entstehende, sich loslösende, freischwimmende und geschlechtlich sich fortpflanzende Meduse. Einen solchen Wechsel verschieden gestalteter und sich auf verschiedene Weise fortpflanzender Generationen nennt man **Generationswechsel** (M e t a g e n e s i s). Es geht aus unserer Darstellung hervor, dass dieser Generationswechsel das Resultat der Arbeitstheilung zwischen den einzelnen Personen eines Hydroidstöckchens ist. Jede Meduse ist jeder Nähr-

person ursprünglich gleichwerthig und sie verdankt ihren Bau nur der Anpassung an die specielle Funktion, die Geschlechtsprodukte zu erzeugen und dieselben vermöge der freien Ortsbewegung auszubreiten. Man kann deshalb die Hydroidform nicht als Jugendzustand der Medusenform auffassen. Nährpolyp und Meduse sind Geschwister. Die Schwester entwickelt sich weiter als der Bruder, und sie pflanzt sich geschlechtlich fort, während der Bruder steril bleibt.

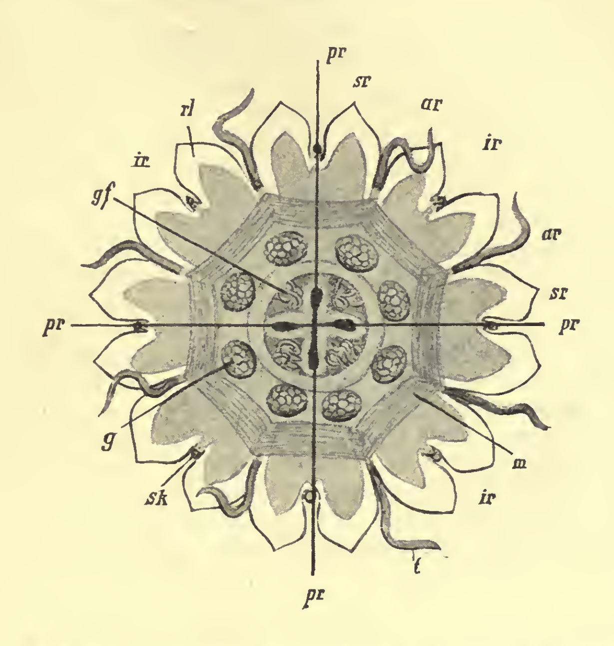


Fig. 88. **Nausithoë.** *pr* Perradien, *ir* Interradien, *ar* Adradien, *sr* Subradien, *rl* Randlappen, *t* Tentakel, *gf* Gastralfilamente, *m* Ringmuskel der Subumbrella, *sk* Sinneskolben (Rhopalien), *g* Geschlechtsdrüsen (Gonaden); in der Mitte das Mundkreuz.

Aus dem Generationswechsel der Hydromedusen müssen zwei andere Entwickelungsweisen abgeleitet werden, die ebenfalls bei Hydromedusen vorkommen. Es giebt Hydroidstöckchen, bei welchen die Geschlechtspersonen sich nicht mehr vom Stocke loslösen, sondern als medusoide Gonophoren mit ihm in Verbindung bleiben. Aus den befruchteten Eiern solcher Hydroiden gehen wieder Hydroiden hervor. — Anderseits giebt es Hydromedusen, in deren ganzem Lebenscyclus keine festsitzenden Hydroidstöckchen mehr zur Ausbildung gelangen. Aus dem befruchteten Ei einer craspedoten Meduse geht wieder, oft nach Ablauf von Metamorphosen, eine geschlechtliche Meduse hervor.

Auch bei den Discomedusen kommt eine Art Generationswechsel vor. Aus dem befruchteten Ei kann sich eine junge festsitzende Meduse entwickeln, die durch axiale Knospung (Strobilation, Fig. 81 p. 104) oder daneben auch durch seitliche Knospung sich ungeschlechtlich fortpflanzt. Die abgeschnürten jungen Medusen (Ephyren), deren Organisation, abgesehen von dem Mangel der Gonaden, im Wesentlichen dieselbe ist, wie bei Nausithoë (Fig. 88), durchlaufen eine mehr oder minder lange und complicirte Metamorphose, bis sie wieder zur

erwachsenen geschlechtsreifen Meduse werden. Hier aber ist der sich ungeschlechtlich vermehrende Organismus wirklich ein Jugendstadium der geschlechtlich differenzirten Meduse, nicht wie bei den Hydromedusen ein Bruder. Das junge Scyphistoma braucht sich nicht ungeschlechtlich zu vermehren. Es kann vielmehr sich vom Stiele loslösen und direkt zu einer Meduse entwickeln. Es giebt auch sehr viele freischwimmende Scyphomedusen, aus deren befruchteten Eiern direkt wieder, ohne Einschaltung eines festsitzenden und sich ungeschlechtlich vermehrenden Stadiums, eine neue Meduse hervorgeht. Wir sprechen dann von einer direkten Entwickelung, die gewöhnlich mit Metamorphose verbunden ist. Entwickelung mit und ohne Generationswechsel kann bei einer und derselben Art vorkommen.

Bei den Korallen entsteht aus dem befruchteten Ei eine freischwimmende Larve, die sich festsetzt und zu einer Koralle entwickelt, die entweder eine Einzelperson bleibt oder durch unvollständige Knospung und Theilung einen Korallenstock liefert.

Die Ctenophoren zeigen ausnahmslos eine direkte Entwickelung.

Aus dem befruchteten Ei der Siphonophoren entsteht ein medusoider Organismus, aus dem durch Knospung der polymorphe Thierstock hervorgeht. Auch hier können sich (Physalia, Disconanthen) die medusoiden Gonophoren vom Stocke loslösen und als Geschlechtspersonen ein freies Leben führen. Bei manchen Siphonanthen lösen sich Gruppen von Personen, die schon besprochenen Eudoxien oder Ernaeen, vom Stocke los und schwimmen als neue kleine Thierstöcke frei umher. In ihren Gonophoren entwickeln sich die Geschlechtsprodukte. Aus dem befruchteten Ei geht ein medusoider Organismus hervor, der durch Knospung wieder zu dem polymorphen Thierstock wird. Wir haben es also auch hier wieder mit einer Art Generationswechsel zu thun.

Litteratur.

R. Leuckart. *Zoologische Untersuchungen I. Giessen* 1853.

Derselbe. Zur nähern Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. Arch. f. Naturgeschichte. 1854.

C. Gegenbaur. *Beobachtungen über Siphonophoren. Zeitschr. f. w. Zool.* 1853.

Derselbe. Neue Beiträge zur Kenntniss der Siphonophoren. Nova acta. Tom. 27. 1859.

C. Vogt. *Mémoires sur les Siphonophores. Mémoires de l'Institut genevois.* 1854.

A. v. Kölliker. *Die Siphonophoren oder Schwimmpolypen von Messina. Leipzig* 1853.

Milne-Edwards *et* **J. Haime.** *Histoire naturelle des Coralliaires. 3 Bände. Paris* 1857—60.

Th. Huxley. *The oceanic Hydrozoa. Roy. Society. London* 1859.

De Lacaze-Duthiers. *Histoire naturelle du corail. Paris* 1864.

Th. Hincks. *Natural History of the British Hydroid Zoophytes. 2 vol. London* 1868.

Kölliker. *Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien. Die Pennatuliden. Abhandlungen Senkenb. nat. Ges. Frankfurt. Bd.* 7 *u.* 8. 1872.

C. Claus. *Ueber Halistemma tergestinum. Arbeit. Zool. Institut Wien.* 1878.

G. J. Allman. *A monograph of the gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London* 1871—72. 2 *vol.*

N. Kleinenberg. *Hydra. Leipzig* 1872.

O. *u.* **R. Hertwig.** *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig* 1878.

Dieselben. Die Actinien. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XIII u. XIV. 1879—80.

R. Hertwig. *Ueber den Bau der Ctenophoren. Jena* 1880.

C. Chun. *Monographie der Ctenophoren. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Leipzig* 1880.

E. Haeckel. *System der Medusen. Jena* 1880, 1881.

A. Andres. *Monografia delle Attinie.* 1. *Theil.* *In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel.* 1884.
G. von Koch. *Monographie der Gorgoniden.* *In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel.* 1887.
R. Hertwig. *Die Aktinien der Challenger-Expedition.* *Jena* 1882.
E. Haeckel. *Report on the Siphonophora of the Challeng. Expedition.* 1888
A. Goette. *Ueber die Entwickelung von Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata* 1887.
Zahlreiche wichtige Werke und Abhandlungen von Metschnikoff, F. E. Schulze, Haeckel, Moseley, L. Agassiz, A. Agassiz, Claus, Weismann, Hamann, Grenacher, Lacaze-Duthiers, Jourdan, Jikeli, Lendenfeld, Chun, C. Keller, Wilson, Fol, Semper, Dana, G. von Koch (eine Reihe wichtiger Abhandlungen über Korallen in: Morph. Jahrb. von Gegenbaur, Bd. IV—X), A. von Heider u. s. w. u. s. w.

Das biogenetische Grundgesetz. Die Eifurchung und Bildung der beiden primären Keimblätter (Gastrulation) der Metazoen. Die Ontogenie der Cnidarien.

Wie jedes Metazoon am Anfange seiner individuellen Existenz eine einfache Zelle, eine Eizelle ist, seinen Entwickelungsgang aber ganz von vorne, mit einem Stadium anfängt, auf dem die Protozoen zeitlebens stehen bleiben; so geht durch successive Theilungen aus dem befruchteten Ei aller Metazoen ein Keim hervor, dessen Bau im ganzen und grossen den Bau eines einfachen Coelenteraten wiederholt. Dieser Keim, der unter dem Namen der Gastrula bekannt ist, besteht aus zwei Zellschichten, dem Ectoderm und dem Entoderm, welche sich mit den beiden Schichten vergleichen lassen, die den Körper der einfachen Coelenteraten im erwachsenen Zustande zusammensetzen.

Biogenetisches Grundgesetz. Die Descendenztheorie deutet den häufig zu beobachtenden Parallelismus zwischen den aufeinanderfolgenden Stadien der individuellen oder ontogenetischen Entwickelung und den Stufen des Systems so, dass ein jedes Thier in seiner Ontogenie in ausserordentlich verkürzter und gedrängter Weise die lange Reihe seiner Vorfahrenformen durchläuft. „Die Ontogenie oder individuelle Entwicklungsgeschichte ist eine kurze Recapitulation der Stammesgeschichte oder Phylogenie.“ Dieser Satz, in welchem das biogenetische Grundgesetz formulirt ist, enthält eine descendenz-theoretische Verallgemeinerung der Thatsache, dass jedes Thier nicht nur seine Organisation im erwachsenen Zustande, sondern auch seinen ganzen, eigenen Entwickelungsverlauf durch Vererbung auf seine Nachkommen überträgt.

Wie nun im Laufe der Zeiten die Anpassung, d. h. das Ueberleben des Passendsten im Kampf ums Dasein, der Macht der Vererbung entgegenwirkt, so dass die Arten nicht constant bleiben, sondern sich unter Umständen verändern, so kann auch der ontogenetische Entwickelungsgang, d. h. die Reihe aufeinanderfolgender Entwickelungsstadien einer Art, solchen Abänderungen unterworfen sein, so dass es nun nicht mehr den Entwicklungsgang der Vorfahren getreu recapitulirt. Die durch die Vererbung bewirkte Recapitulation der Vorfahrenentwickelung bezeichnen wir als palingenetisch; die durch Anpassung bewirkte Abänderung von der Vorfahrenentwickelung als caenogenetisch.

Es ist nun äusserst schwierig, in einem concreten Falle zu bestimmen, was palingenetisch, was caenogenetisch ist. Zunächst ist leicht einzusehen, dass ein rein palingenetischer Entwickelungsvorgang nie und nirgends vorkommt. Nur durch Herausfinden einer Aehnlichkeit zwischen einem Entwickelungsstadium eines Thieres und einem anderen erwachsenen Thier können wir zu der Ansicht gelangen, dass das betreffende Stadium etwas Palingenetisches an sich hat. Wenn ein Vergleich eines Entwickelungsstadiums einer Art mit anderen Arten im erwachsenen Zustande nicht möglich ist, so fehlt uns jedes sichere Mittel, um zu beurtheilen, was an ihm palingenetisch oder caenogenetisch ist. So kennen wir z. B. keine erwachsenen Organismen, mit denen sich die Echinodermenlarven vergleichen liessen, und wir können in Folge dessen auch gar nicht wissen, ob diese Larven in irgend einem Punkte Organisationsverhältnisse von uralten Echinodermenvorfahren beibehalten haben oder nicht. Die Berechtigung, irgend ein Entwickelungsstadium dann für wahrscheinlich palingenetisch zu halten, wenn andere Organismen im erwachsenen Zustande im Wesentlichen die Organisation dieses Entwickelungsstadiums besitzen, steht und fällt selbst wieder mit der Annahme, dass sich niedere Thierformen neben solchen, die sich zu höheren Organismen ausgebildet haben, im Laufe der Erdgeschichte ziemlich unverändert erhalten haben, und dass nicht etwa alle heute lebenden niederen Thiere die degenerirten Nachkommen einst hoch entwickelter Vorfahren gewesen sind. Die Palaeontologie lehrt uns in der That, dass während der Epochen der Erdgeschichte, die ihrer Forschung zugänglich sind, und unter den Organismen, die wir im versteinerten Zustande kennen, manche Formen und Formengruppen sich ungeheuer lange Zeit hindurch fast unverändert erhalten, während andere Formen neuen, von ihnen verschiedenen Platz gemacht haben. Anderseits ist durchaus nicht zu bezweifeln, dass Rückschritte in der Entwickelung der organischen Welt durchaus nicht seltene Erscheinungen sind. Der Erwerb der festsitzenden Lebensweise z. B. und noch vielmehr der parasitischen Lebensweise zieht einen solchen Rückschritt nach sich. In manchen Fällen mag sich die Geschlechtsreife im erwachsenen Zustand auf in Folge neuer Verhältnisse besser concurrenzfähige Entwicklungsstadien zurückverlegt haben und die Ausbildung der „erwachsenen Form“ allmählich ganz unterblieben sein. So wird der Axolotl meist in dem Zustande mit äusseren Kiemen, als sogenannte „Larve“, geschlechtsreif und pflanzt sich als solche fort. Nur selten entwickelt er sich zu dem „erwachsenen“ Thier. Wenn hier in Folge bestimmter Verhältnisse die Ausbildung zum erwachsenen Thier ganz und immer ausbleiben würde, so hätten wir einen Fall vor uns, wo ein nach dem landläufigen Begriffe niedriger organisirtes Thier von einem höher ausgebildeten abstammt. Man muss also immer, wenn man Entwickelungsstadien von Thieren mit den Endstadien anderer Thierformen vergleicht, um ihre palingenetische Bedeutung hervorzuheben, gute Gründe dafür ins Feld führen können, dass diese Thierformen nicht vereinfacht oder rückgebildet sind.

Ist die Unterscheidung von Palingenie und Caenogenie schon dann schwierig, wenn man mit erwachsenen Thierformen exemplifiziren kann, so wächst die Schwierigkeit, wenn die Vergleichung eine rein ontogenetische bleibt, d. h. wenn man Entwickelungsstadien eines Thieres nur mit Entwickelungsstadien anderer Thiere vergleichen kann. Heutzutage nimmt man an, dass wenn zwei Thiergruppen ähnliche Larvenformen besitzen, diese beiden Gruppen stammverwandt seien. Die Larve von Balanoglossus stimmt in manchen wichtigen Punkten mit den Larven von Echinodermen

überein; man hält deshalb Balanoglossus für mit den Echinodermen verwandt. Es ist möglich, dass diese Ansicht richtig ist: man kann aber nicht einmal sagen, dass diese Verwandtschaft wahrscheinlich ist; denn wir können keine Gründe dafür anführen, dass die eine oder die andere Larvenform, oder alle beide eine palingenetische Bedeutung haben und was für eine.

Für die Beurtheilung der Ontogenie sind ausserdem noch eine Reihe von Gesichtspunkten hervorzuheben, die sich zum Theil einfach aus einer consequenten Durchführung der Darwin'schen Principien ergeben. Wir erwähnen nur die wichtigsten.

1. Es ist am ehesten möglich, einen ontogenetischen Entwickelungsgang für palingenetisch zu halten, wenn derselbe von Anfang bis zu Ende eine continuirliche ununterbrochene Reihe selbständig sich ernährender Entwickelungsstadien aufweist, so, dass wir jedes Stadium uns auch als erwachsenes geschlechtsreifes Thier vorstellen könnten.

Eine solche Entwickelungsweise finden wir freilich nirgends im Thierreich vollständig verwirklicht, denn

2. Es ist für jede Thierart, deren Organisation den Verhältnissen angepasst ist, d. h. die mit Erfolg den Kampf ums Dasein kämpft, ein Vortheil, wenn die Organisation der erwachsenen Thiere möglichst direkt, möglichst rasch, mit Umgehung aller Umwege, und ökonomisch, d. h. ohne Ausbildung unnütz gewordener Theile erreicht wird.

3. Eine solche möglichst direkte und abgekürzte Entwickelung kann nur stattfinden, wenn das sich entwickelnde Thier von Anfang an mit Nahrung versorgt wird, auf deren Kosten es sich entwickeln kann. Dies geschieht entweder dadurch, dass dem Ei vom mütterlichen Körper auf seinen Entwickelungsweg Nahrungsdotter mitgegeben wird, oder dadurch, dass es, wie bei den lebendig gebärenden Thieren, direkt vom mütterlichen Körper aus ernährt wird. Alles, was mit einer solchen Ernährung der sich entwickelnden Thiere zusammenhängt, ist eine sekundäre Zuthat zur ursprünglichen Entwickelung. Wir können uns weder einen Vogelembryo zur Zeit der Bebrütung, noch einen Säugethierembryo mit seinen Eihüllen in der Gestalt, wie wir ihn vor uns sehen, als ein selbständig lebendes und sich ernährendes Thier denken.

4. Direkte Entwickelung kann mit allmählicher Entwickelung oder Metamorphose in der ontogenetischen Entwickelung der Thiere zusammen vorkommen. Von sämmtlichen ursprünglich selbständigen Entwickelungsstadien erhält sich häufig nur eines oder wenige besonders concurrenzfähige, während alle andern in die direkte Entwickelung einbezogen werden. So entwickelt sich das Insektenei direkt auf Kosten des Nahrungsdotters zu der Raupe oder Larve. Dieses concurrenzfähige Entwickelungsstadium erwirbt sich selbständig Nahrung, wird fett und entwickelt sich dann wieder direkt (Puppenzeit) auf Kosten der aufgespeicherten Reservenahrung in das erwachsene geflügelte Insekt.

5. Die Wirkung des Kampfes um das Dasein ist bei den Entwickelungsstadien und ganz besonders bei den selbständig sich ernährenden dieselbe, wie bei den erwachsenen Thieren. Es ist dementsprechend zu erwarten, dass die verschiedenen Lebensweisen (festsitzende, freischwimmende, parasitische etc.) bei den Entwicklungsstadien ähnliche Anpassungen und Abänderungen der Organisation bedingt haben, wie bei erwachsenen Thieren. Doch wird im allgemeinen solchen Abänderungen eine gewisse uns nicht näher bekannte Schranke gesetzt sein, dadurch, dass sie eben nur Ent-

wickelungsstadien berühren, welche die Aufgabe haben, sich zu dem erwachsenen, geschlechtsreifen Thier zu entwickeln.

6. Organe oder Organsysteme werden um so frühzeitiger angelegt, je grösser ihre Bedeutung bei dem erwachsenen Thiere ist, oder mit andern Worten: die Organanlagen werden nach der Reihenfolge ihrer Bedeutung beim erwachsenen Thier auf immer frühere Entwickelungsstadien zurückverlegt. — Für jedes Organ, für jede Einrichtung gilt ferner selbstverständlich dasselbe, was für das ganze Thier gilt; seine Entwickelung wird immer direkter, immer kürzer werden; es wird dasselbe immer mehr so angelegt werden, dass es möglichst rasch die bei dem erwachsenen Thier bestehende Form und Anordnung erlangen kann. Mit dieser Zurückverlegung der Anlagen auf immer frühere Entwickelungsstadien geht eine immer grösser werdende Localisation derselben nothwendig Hand in Hand.

Wir ersehen aus dem Gesagten, dass die Verwerthung ontogenetischer Thatsachen für phylogenetische Untersuchungen vielleicht noch schwieriger ist als die Verwerthung sogenannter anatomischer Thatsachen. Nur dann können wir zu phylogenetischen Schlussfolgerungen von einem gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit gelangen, wenn vergleichende Anatomie und vergleichende Ontogenie in einander aufgehen; wenn die vergleichende Anatomie auch die sich entwickelnden Organe berücksichtigt und wenn die vergleichende Ontogenie die Endstadien der Entwickelung nicht ausser Acht lässt.

Furchung und Gastrulation. Wenn wir nun untersuchen, in welcher Weise sich bei den Metazoen der zweiblättrige Keim, die Gastrula, aus dem befruchteten Ei entwickelt, so finden wir scheinbar recht verschiedene Entwickelungsweisen. Zahlreiche genaue Untersuchungen haben gezeigt, dass diese Verschiedenartigkeit fast ausschliesslich bedingt wird durch die Menge und die Vertheilung des Nahrungsdotters im Ei. Tragen wir dem Einfluss des Nahrungsdotters die gebührende Rechnung, so überzeugen wir uns, dass den verschiedenartigen Erscheinungen im ganzen in der That ein einheitlicher Vorgang zu Grunde liegt. Wir müssen uns vor allem beständig vor Augen halten, 1. dass der Nahrungsdotter oder das Deutoplasma ein träges, unbelebtes, in der Eizelle abgelagertes Nahrungsmaterial ist, und 2. dass der Bildungsdotter oder das Protoplasma mit dem in ihm eingeschlossenen Kern der einzige belebte, aktive Theil der Eizelle ist.

Die Verschiedenheiten in der Menge und Vertheilung des Deutoplasma im Ei haben wir schon früher besprochen. Wir wollen nun die ersten Theilungs- oder Furchungserscheinungen beschreiben, welche an den verschiedenartigen Eiern nach der Befruchtung auftreten. Folgendes sind die Ei-Typen, deren Furchung wir darstellen wollen:

Holoblastisches alecithales Ei. Holoblastische telolecithale Eier mit verschiedener Menge von Nahrungsdotter: Eupomatus (Annelid), Discocelis (Polyclade), Bonellia (Echiuride), Ctenophoren. Holoblastische centrolecithale Eier: Geryonia (craspedote Meduse). Meroblastische telolecithale Eier: Haifische. Meroblastische centrolecithale Eier: Insekten.

Die ersten Theilungen erfolgen in Richtungen, welche bei den Eiern der meisten Thiere identisch zu sein scheinen. Die erste Theilungsebene, welche nach vorausgegangener Kerntheilung die beiden Tochterzellen des Eies, die beiden ersten Furchungskugeln oder Blastomeren trennt, verläuft in der Richtung der Hauptachse des Eies vom animalen bis zum vegetativen Pol. Als animalen Pol bezeichneten wir die

Stelle der Eioberfläche, an welcher das Spermatozoon eindrang und in dessen Nähe bei den telolecithalen Eiern die Hauptmasse des Bildungsdotters liegt. Die diametral gegenüberliegende Stelle bezeichneten wir als vegetativen Pol. Die erste Theilungsebene ist also mit Beziehung auf die beiden Pole meridional.

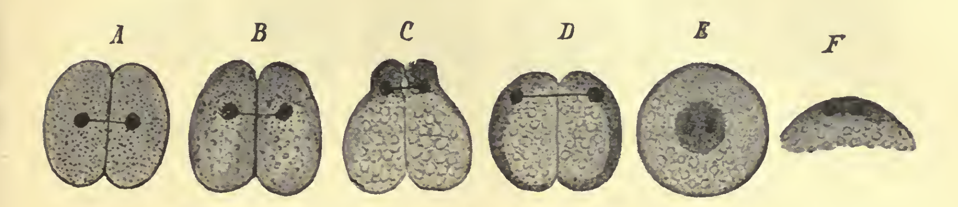


Fig. 89. **2-Blastomeren-Stadium verschiedener Eier.** Dieselben sind hier und in allen folgenden Figuren so orientirt, dass der animale Pol nach oben, der vegetative nach unten gerichtet ist. Der Kern ist schwarz gehalten, der Bildungsdotter dunkel, der Nahrungsdotter hell und körnig. *F* stellt nur ein Stück des Eies vom animalen Pole dar.

Das holoblastische alecithale Ei zerfällt bei der ersten Theilung in zwei gleiche Blastomeren, von denen jede den Kern im Centrum besitzt (Fig. 89 A).

Das holoblastische telolecithale Ei zerfällt gewöhnlich in zwei Blastomeren, von denen ein jedes den Bau des ungetheilten Eies wiederholt. Jedes Blastomer ist polar differenzirt, am animalen Pole liegt die grösste Menge von Bildungsdotter mit dem Kern, am vegetativen die grösste Menge von Nahrungsdotter (Fig. 89 B, C).

Das holoblastische centrolecithale Ei (Geryonia) zerfällt in zwei Blastomeren, von denen jedes den Bau eines telolecithalen Eies wiederholt, indem der Bildungsdotter nur an der freien Oberfläche des Blastomers, nicht aber an der der Theilungsebene zugewandten Seite vorkommt. Der Kern jedes Blastomers liegt oberflächlich im Bildungsdotter (Fig. 89 D).

Beim meroblastischen telolecithalen Ei ist der träge, todte Nahrungsdotter im Vergleich zum lebenden activen Bildungsdotter so stark entwickelt, dass der sich theilende Bildungsdotter nicht im Stande ist, auch die Theilung des gesammten Nahrungsdotters herbeizuführen. Es theilt sich also nur der erstere, während der letztere ungetheilt bleibt.

Wir haben also eine grosse Nahrungsdotterkugel mit zwei durch eine meridionale Furche getrennten Hügeln von Bildungsdotter am animalen Pole, von denen ein jeder seinen Kern birgt (Fig. 89 F).

Beim meroblastischen centrolecithalen oder besser mesolecithalen Ei vermag sich unter der Herrschaft des Kernes ebenfalls nur der centrale Bildungsdotter zu theilen, während der übrige Theil des Eies zunächst ungetheilt bleibt (Fig. 89 E).

Die zweite Theilungsebene ist ebenfalls meridional und steht senkrecht auf der ersten. Sie trennt jede der beiden ersten Blastomeren genau in derselben Weise in je 2 Hälften, wie die erste Theilungsebene das ganze Ei.

Die dritte Theilungsebene scheint ziemlich allgemein aequatorial zu sein. Sie ist äusserlich am Ei als aequatoriale Furche sichtbar; sie steht senkrecht auf den beiden ersten Theilungsebenen und auf der Hauptachse des Eies und theilt die ersten 4 Blastomeren in 8, von

denen 4 animale den animalen, 4 vegetative den vegetativen Theil des Keimes bilden.

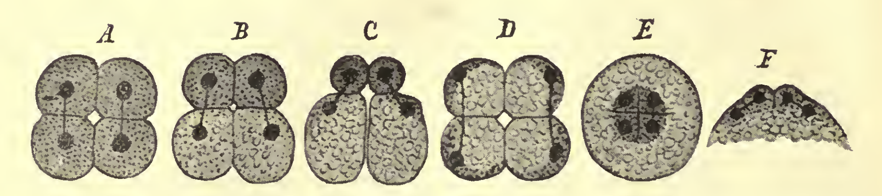


Fig. 90. *A—F* **Diagramme zur Veranschaulichung des 8-Blastomeren-Stadiums bei verschiedenen Eitypen.**

Beim holoblastischen alecithalen Keim sind alle 8 Blastomeren gleich gross und die 3. Theilungsebene zeigt sich äusserlich als rein aequatoriale Ringfurche (Fig. 90 A).

Bei den holoblastischen telolecithalen Keimen theilt sich jedes der 4 Blastomeren in ein kleineres animales Blastomer, das fast ausschliesslich aus Bildungsdotter besteht, und ein grösseres, vegetatives Blastomer, das den Nahrungsdotter und ein Quantum Bildungsdotter enthält. Der grösste Theil des letzteren liegt gegen den animalen Pol des Blastomers zu und enthält den Kern. Jedes vegetative Blastomer des aus 8 Blastomeren bestehenden Keimes wiederholt also den Bau eines Blastomers des aus 4 Blastomeren bestehenden Keimes. Die vegetativen Blastomeren sind im Vergleich zu den animalen um so grösser, je beträchtlicher die Menge des Nahrungsdotters im Keime ist. Die kleineren Blastomeren bezeichnet man als Micromeren, die grösseren als Macromeren. Die Theilung der 4 Blastomeren in 4 Micromeren und 4 Macromeren stellt sich als eine Knospung der ersten an den letztern dar (Fig. 90 B, C).

Beim holoblastischen centrolecithalen Geryonidenkeim sind nach Auftreten der dritten hier rein aequatorialen Theilungsebene alle 8 Blastomeren gleich gross. Jedes Blastomer besitzt eine peripherische Schicht von Bildungsdotter mit darin eingebettetem Kern und eine gegen das Centrum des kugeligen Keims gerichtete Masse von Nahrungsdotter (Fig. 90 D).

Der Keim der Ctenophoren weicht von dem gewöhnlichen Verhalten der telolecithalen holoblastischen Keime ab, indem die 3. Theilungsebene nicht aequatorial ist. Die 4 Blastomeren theilen sich, eine jede durch eine schief meridionale Theilungsebene, in 8 annähernd gleich grosse Blastomeren, von denen 4 dem animalen Pole etwas näher liegen als die 4 andern. Die 8 Blastomeren sind kranzförmig um eine in der Hauptachse des Kernes liegende, centrale Lücke gruppirt. Jedes Blastomer zeigt den Bau des ursprünglichen Ctenophoreneies, indem der Bildungsdotter hauptsächlich am animalen Pole des Blastomers liegt, der ansehnlichere Nahrungsdotter den grösseren vegetativen Theil des Blastomers bildet.

Beim meroblastischen telolecithalen Keim erfolgt die aequatoriale Theilung entsprechend der starken Ausbildung des Nahrungsdotters ganz in der Nähe des animalen Poles. Aeusserlich wird diese Theilung sichtbar durch eine ringförmige Furche (Polarkreis), welche die 4 Bildungsdotterhügel in 4 centrale Hügelchen mit Kern und 4 peripherische Hügel mit Kern trennt. Die 4 centralen und die 4 peripheren Hügel sind

in der Tiefe weder von einander, noch von dem darunter liegenden Nahrungsdotter vollständig getrennt (Fig. 90 F).

Beim meroblastischen mesolecithalen Keim sind die 8 centralen, je mit einem Kern versehenen Häufchen von Bildungsdotter nicht von der umgebenden grossen Dottermasse getrennt (Fig. 90 E).

Für die weitern Theilungen lässt sich nicht mehr eine allgemeine Norm aufstellen. Es folgen vielfache meridionale, aequatoriale, schiefe Theilungen. Die Feststellung der Vorgänge im Einzelnen wird immer schwieriger, indem Theilungen an verschiedenen Stellen des Keimes gleichzeitig auftreten und die Zahl der Blastomeren beträchtlich wächst. Wir wollen vom Acht-Blastomerenstadium aus die Entwickelung eines jeden Keimtypus für sich weiter verfolgen.

Fig. 91. Fig. 92.

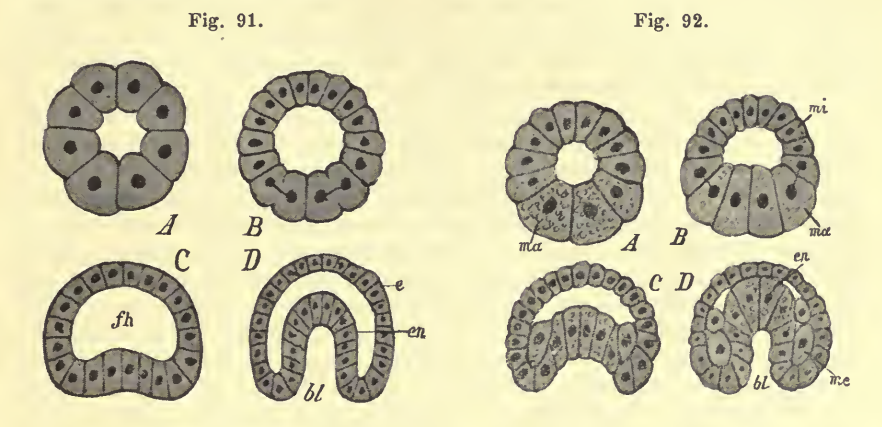


Fig. 91. **Furchung und Gastrulation eines holoblastischen alecithalen Keimes.** ***B*** Blastula; ***D*** Gastrula. *fh* Furchungshöhle, *e* Ectoderm, *en* Entoderm, *bl* Blastoporus.

Fig 92. **Furchung und Gastrulation eines telolecithalen Eies mit wenig Nahrungsdotter (von Eupomatus).** *mi* Micromeren, *ma* Macromeren, *en* Entoderm, *me* Mesoderm, *bl* Blastoporus.

1. Beim holoblastischen alecithalen Keim (Fig. 91) gehen aus den 8 Blastomeren durch successive meridionale und aequatoriale Theilungen 16, 32 etc. unter sich ziemlich gleich grosse Blastomeren hervor, welche zusammen die einschichtige Wand einer Kugel bilden, die im Innern durch das Auftreten einer Höhle (Furchungshöhle, Blastocoel) hohl geworden ist (totale aequale Furchung). Auf diesem Stadium heisst der Keim Blastula und zwar Coeloblastula, weil er hohl ist. Unter fortwährenden Theilungen der Blastomeren flacht sich sodann die Blastula am vegetativen Pole ab (C), die abgeflachte Stelle senkt sich in die Furchungshöhle ein, immer mehr, so dass der eingestülpte, aus vegetativen Blastomeren bestehende Theil unter gänzlicher oder theilweiser Reduction der Furchungshöhle sich von innen dem nicht eingestülpten Theil nähert. Wir haben jetzt einen Keim vor uns, der aus 2 Schichten von Blastomeren besteht, die ganz epithelartig geworden sind. Die äussere Schicht ist das Ectoderm, die innere das Entoderm. Am Rande der Einstülpungsöffnung oder des Blastoporus gehen beide Schichten in einander über. Die Entodermblastomeren oder -Zellen bilden zusammen einen hohlen Sack, den Urdarm, dessen Höhlung durch den Blastosporus nach aussen mündet. Auf diesem Stadium heisst der Keim Gastrula, und

zwar in unserm Falle Coelogastrula, weil der Blastoporus in eine offene Darmhöhle führt. Den Process, durch welchen hier aus der Blastula eine Gastrula wird, bezeichnen wir als Invagination oder Einstülpung.

2. Bei den holoblastischen, telolecithalen Keimen sind die Erscheinungen der Blastula- und Gastrulabildung wenigstens scheinbar verschieden, je nachdem viel oder wenig Nahrungsdotter entwickelt ist. Betrachten wir nun zunächst einen Keim mit wenig Nahrungsdotter, wie er z. B. bei Polychaeten vorkommt (Fig. 92). Er besteht aus 4 animalen Micromeren und 4 vegetativen Macromeren. Der Unterschied in ihrer Grösse ist entsprechend der geringen Masse von Nahrungsdotter nicht sehr beträchtlich, d. h. die dritte Theilungsebene liegt noch in der Nähe des wirklichen Aequators. Zunächst theilen sich nun die 4 Micromeren, dann die 4 Macromeren. Wir haben also jetzt 8 Micromeren und 8 Macromeren. Die Micromeren fahren fort, sich zu theilen, ihnen folgen die Macromeren in langsamerem Tempo nach.

Während aber die Micromeren sich immer in 2 nahezu gleich grosse Zellen oder Blastomeren theilen, sind die aequatorialen Theilungen der Macromeren so, dass sich jedes in eine kleinere, gegen die animale Seite des Keimes gerichtete, weniger Nahrungsdotter enthaltende, und in eine grössere, gegen den vegetativen Pol gerichtete, mehr Nahrungsdotter enthaltende Furchungskugel theilt. Die Zahl der Micromeren nimmt also zu, indem sie sich erstens selbst theilen, und zweitens, indem sich zu ihnen immer neue, von den Macromeren ausgebildete Micromeren hinzugesellen. Dieser Vorgang der fortdauernden Micromerenbildung ist für das Verständniss aller folgenden Furchungs- und Gastrulationstypen äusserst wichtig. Die Furchung ist eine totale, aber schon ein wenig inaequale. Die Blastula, welche entsteht, ist eine Coeloblastula mit einer haubenförmigen Decke von Micromeren und einem Boden, der von wenig zahlreichen, dotterhaltigen Macromeren gebildet ist. In Folge der beträchtlichen Grösse der Macromeren ist die Furchungshöhle etwas verengt. Die Gastrula bildet sich durch Einstülpung, indem zugleich dieser Vorgang so aussieht, als ob die sich einkrümmende Schicht der Macromeren von allen Seiten von den Micromeren umwachsen würde. Die Gastrula ist eine Coelogastrula, die Darmhöhle erscheint in Folge der beträchtlichen Grösse der Macromeren eingeengt.

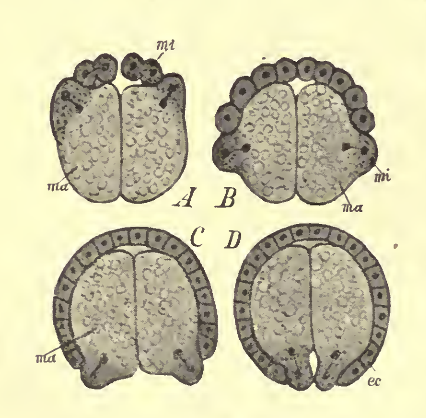


Fig. 93. **Furchung und Gastrulation des Eies von Bonellia** (nach SPENGEL). *mi* Micromeren, *ma* Macromeren, *ec* Ectoderm.

Eng an die eben besprochene Furchung und Keimblattbildung an schliesst sich eine andere, für die wir den sich entwickelnden Keim von Bonellia (Fig. 93) zum Muster nehmen. Der Vorgang ist im Wesentlichen derselbe, die scheinbaren Abweichungen lassen sich daraus erklären, dass die Masse des Nahrungsdotters beträchtlicher ist. Die 4 grossen mit Dotter belasteten Macromeren erscheinen in Folge ihrer Grösse als der fixe, ruhende Punkt, um den sich die Entwickelungsvorgänge abspielen.

Zunächst theilen sich wieder die 4 Micromeren. Die 4 Macromeren sind selbst telolecithale Blastomeren. Die Hauptmasse des bei der ersten Theilung oder Knospung zurückgebliebenen Bildungsdotters liegt in ihnen aber jetzt nicht mehr gegen den animalen Pol zu, sondern in einiger Entfernung davon gegen den äussern Rand der 4 Micromeren. Es erfolgt nun die Theilung oder Knospung der 4 Macromeren, von denen sich wieder 4 Micromeren abschnüren, die sich aussen an die schon gebildeten anreihen (A). Die 4 zurückbleibenden Macromeren enthalten wieder einen Rest von Bildungsdotter, der, da er immer an den Rand der Micromerenhaube zu liegen kommt, immer mehr von der animalen Seite der Macromeren gegen den vegetativen Pol an der Oberfläche des Keimes vorrückt. So geht der Vorgang weiter (B, C). Indem sich die Micromeren theilen und auch durch Bildung immer neuer Micromeren von den Macromeren aus an Zahl zunehmen, werden schliesslich die Macromeren allseitig bis auf eine kleine Lücke am vegetativen Pol umgeben. Der Vorgang wird als Epibolie bezeichnet, er erscheint als Umwachsung der als ruhende Theile imponirenden Macromeren durch die Micromeren. Aus der vorstehenden Darstellung geht hervor, dass er im Grunde mit dem Vorgange der Invagination identisch ist. Die Gastrula, welche gebildet wird, ist eine solide Sterrogastrula, deren Darmhöhle durch die beträchtliche Grösse der mit Dotter beladenen Macromeren ganz verdrängt ist. Die auf diesem Stadium vorhandenen Micromeren bilden das Ectoderm; die Macromeren stellen die Anlage des Entoderms und eines Theiles des Mesoderms dar. Das Blastulastadium ist bei dieser Entwickelungsweise unkenntlich.

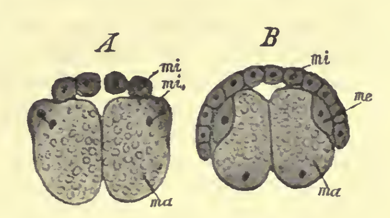


Fig. 94. **Furchung eines Polycladeneies (von Discocelis).** *mi* Erste Generation von Micromeren (Ectodermbildungszellen), mi_1 zweite Generation von Micromeren (Mesodermmicromeren), *ma* Macromeren.

Von dem durch Bonellia repräsentirten Furchungstypus gehen wir zu einem andern nächst verwandten über, der bei den Polycladen vorkommt (Fig. 94). Die Bildung der Micromeren und die Umwachsung der Macromeren durch dieselben ist genau wie bei Bonellia. Nur liefern hier die zuerst abgeschnürten 4 Micromeren durch Theilung das ganze Ectoderm. Die in zweiter (und in dritter) Linie sich von den Macromeren abschnürenden Micromeren liefern einen grossen Theil des Mesoderms (Musculatur, Geschlechtsorgane, Bindegewebe) und werden von den Ectoderm-Micromeren umwachsen. Alle später sich abschnürenden Micromeren gehören zum Entoderm. Wir haben hier einen typischen Fall vor uns der Zurückverlegung der Anlagen auf sehr frühe Entwickelungsstadien. Eine typische Gastrula wird bei den Polycladen nicht ausgebildet, da die Scheidung von Ectoderm und Entoderm schon auf dem Acht-Blastomerenstadium erfolgt ist. Wir werden später hierauf zurückkommen.

Einen interessanten Furchungs- und Gastrulationsvorgang, der sich als ein Zwischenglied zwischen der Gastrulation durch Epibolie der telolecithalen holoblastischen Eier und der nachher zu besprechenden Gastrulation durch Delamination bei centrolecithalen Eiern auffassen lässt, zeigen die Ctenophoren.

Das Acht-Blastomerenstadium dieser Thiere haben wir oben geschildert. Alle 8 Blastomeren sind telolecithal mit dem Bildungsdotter nach dem animalen Pole gerichtet. Was nun bei den bisher besprochenen telolecithalen holoblastischen Eiern schon auf dem Vier-Blastomerenstadium eintritt, nämlich die Abschnürung der 4 Micromeren von den 4 Macromeren, vollzieht sich hier erst ein Stadium später, auf dem Acht-Blastomerenstadium. Die 8 Blastomeren schnüren in der That 8 Micromeren gegen den aboralen Pol zu ab (A). Die weitere Furchung ist ganz ähnlich wie bei Bonellia. Die Micromeren nehmen an Zahl zu: 1. durch Theilung; 2. dadurch dass gegen den vegetativen Pol zu fortschreitend neue Micromeren durch Abschnüren von den Macromeren gebildet werden (B, C). Nachdem so die Micromeren die Macromeren bis auf ein grosses

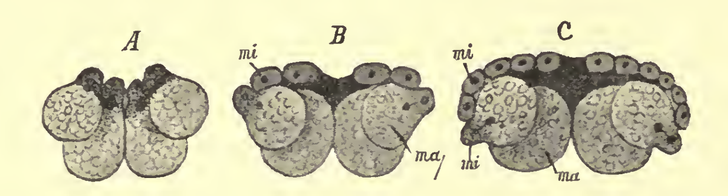


Fig. 95. *A—C* **Drei Furchungsstadien eines Ctenophoreneies.** *mi* Micromeren, *ma* Macromeren.

Feld am vegetativen Theile des Keimes umwachsen haben, an dem die Macromeren frei zu Tage treten, hört zwar hier — ähnlich wie bei den Polycladen — die Micromerenbildung nicht auf. Doch liefern ausschliesslich die jetzt schon gebildeten Micromeren das Ectoderm, aus den zurückbleibenden Macromeren geht ein Theil des Mesoderms und das Entoderm hervor. Es kommt also auch hier nicht zur Ausbildung einer sehr kenntlichen Gastrula.

Für alle Vorgänge der Micromerenbildung ist Folgendes hervorzuheben. Nachdem ein Macromer ein Micromer abgeschnürt hat, oder, was dasselbe ist, nachdem sich ein Blastomer in ein kleines Micromer mit wenig oder keinem Nahrungsdotter und in ein grosses Macromer mit viel Nahrungsdotter getheilt, wächst offenbar der im Macromer zurückbleibende Theil des Bildungsdotters oder Protoplasma durch Assimilation von Nahrungsdotter, bevor das Macromer wieder eine Knospe, d. h. ein Micromer abgeben kann.

3. Furchung und Gastrulation der holoblastischen, centrolecithalen Keime. Wir erwähnen als Beispiel den am sorgfältigsten untersuchten und verständlichsten Geryonidenkeim (Fig. 96). Das Acht-Blastomerenstadium haben wir schon kennen gelernt. Jedes Blastomer ist telolecithal mit gegen den Mittelpunkt des ganzen Keims zugekehrtem Deutoplasma — und nach der Peripherie gerichtetem Protoplasmatheil. Die 8 Blastomeren theilen sich in 16 und dann in 32 gleich grosse Blastomeren, welche alle telolecithal bleiben, in der Weise, wie beim Acht-Blastomerenstadium. Die 32 Blastomeren des kugligen Keimes bilden eine einschichtige Lage um eine ansehnliche centrale Höhle. So kommt ein blastulaähnliches Stadinm zu Stande, doch hat der Keim in Wirklichkeit eine andere Bedeutung, indem die centrale Höhle nicht der Furchungshöhle des alecithalen Keimes entspricht, sondern, wie wir sehen werden, der Darmhöhle.

Sind 32 Blastomeren gebildet, so erfolgt die Micromerenbildung. Von jedem Blastomer schnürt sich nach aussen ein Micromer ab, so dass nunmehr der Keim eine doppelschichtige kuglige Blase darstellt, deren äussere Schicht von den Micromeren, deren innere Schicht von den Macromeren gebildet wird. Die Micromeren nehmen an Zahl zu: 1. indem sie sich selbst theilen; 2. indem sich von den Macromeren noch einmal Micromeren nach aussen abschnüren. Die Micromeren bilden das Ectoderm, die

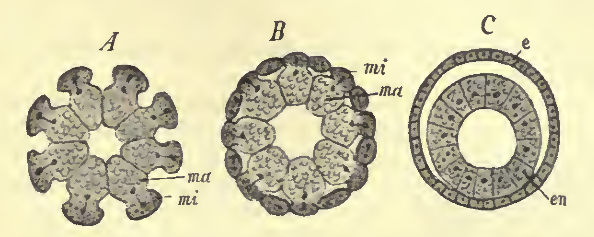


Fig. 96. **Furchung und Gastrulation des Geryonideneies.** *mi* Micromeren, *ma* Macromeren, *e* Ectoderm, *en* Entoderm.

Macromeren das Entoderm, welches eine allseitig geschlossene Höhle, die Darmhöhle umschliesst. Der Keim entspricht also einer Coelogastrula ohne Blastoporus. Wir bezeichnen ihn als Coeloplanula. Die Bildung der beiden Keimblätter in der oben beschriebenen Weise wird als Delamination bezeichnet. Aus unserer Darstellung erhellt, dass sie nicht scharf von der Epibolie zu trennen ist. Beide Vorgänge beruhen auf der Micromerenbildung. Bei Bonellia und Polycladen erfolgt die erste Micromerenbildung oder Delamination auf dem Vier-Blastomerenstadium; bei den Ctenophoren auf dem Acht-Blastomerenstadium, bei Geryonia auf dem Zweiunddreissig-Blastomerenstadium.

4. Den meroblastischen mesolecithalen Keim haben wir verlassen auf dem Stadium, auf dem im Centrum der Bildungsdotter oder das Protoplasma in 8 Häufchen je mit einem Kern getheilt war, während der Nahrungsdotter ungetheilt blieb. Wenn wir dieses Stadium mit dem Acht-Blastomeren-Stadium des Geryonidenkeimes vergleichen, so sehen wir, dass diese acht Häufchen von Bildungsdotter den 8 Protoplasmatheilen der Blastomeren des Geryonidenkeimes entsprechen, nur dass bei den erstern, in Folge der von Anfang an bestehenden verschiedenen Anordnung des Nahrungsdotters, die Protoplasmahäufchen central, bei dem letztern peripher liegen. Beim meroblastischen Keime ist der Nahrungsdotter ungetheilt, der Bildungsdotter vermag bei der Theilung nicht das ganze grosse Nahrungsdottermaterial zur Sonderung zu bringen; beim holoblastischen Ei beherrscht der Bildungsdotter auch den ganzen, weniger mächtig entwickelten Nahrungsdotter.

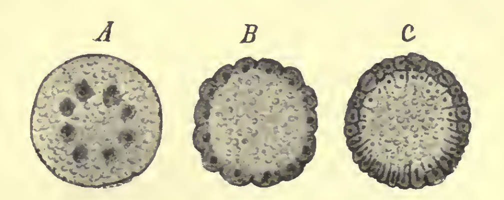


Fig. 97. **Furchung und Blastodermbildung eines Insekteneies.**

Die 8 centralen kernhaltigen Plasmahäufchen des meroblastischen mesolecithalen Keimes (Fig. 97) wollen wir als Merocyten bezeichnen. Sie sind häufig verästelt und amöboid beweglich. Ihre Fortsätze dringen in die

umgebende Dottermasse ein und stehen wohl auch mit der an der Oberfläche des Keimes befindlichen dünnen Schicht von Protoplasma in Verbindung. Sie ernähren sich auf Kosten des Deutoplasma.

Die 8 Merocyten theilen sich in 16, 32 u. s. w. und wandern zu gleicher Zeit centrifugal durch den Dotter hindurch an die Oberfläche des Keimes, wo sie eine einfache continuirliche Lage bilden. Diese Schicht von Merocyten ist es, welche man als Blastoderm bezeichnet. Der Keim ist jetzt zu einem centrolecithalen geworden und stimmt in seinem Bau mit dem Geryonidenkeim vor der Micromerenbildung oder Delamination überein, nur dass eben der centrale Nahrungsdotter hier noch ungetheilt ist.

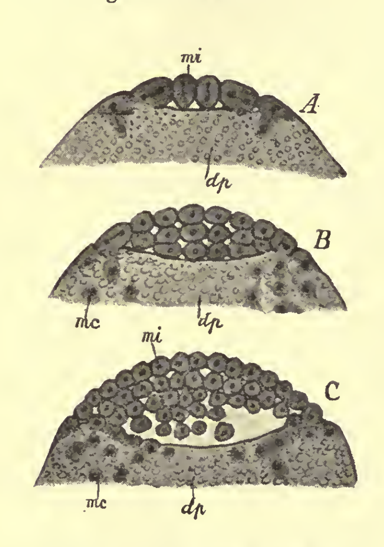


Fig. 98. **Furchung eines meroblastischen, telolecithalen Eies (von einem Haifisch) nach Rückert.** *mi* Micromeren, *dp* Deutoplasma, *mc* Merocyten.

Die weitere Entwickelung des Keimes ist leider noch nicht ganz genau verfolgt worden. Einige Angaben deuten darauf hin, dass jetzt, wie beim Geryonidenkeim, eine Delamination oder Micromerenbildung erfolgt. Die Merocyten an der Oberfläche theilen sich so, dass der äussere Theil als allseitig gesondertes kernhaltiges Micromer abgetrennt wird; während der innere Theil als kernhaltige Merocyte im Nahrungsdotter zurückbleibt. Jetzt sind die beiden Keimblätter gebildet; die äussere Micromerenschicht stellt das Ectoderm dar, die centrale Nahrungsdottermasse mit den dazu gehörigen Merocyten wahrscheinlich das Entoderm.

Indem sich die Merocyten vermehren und sich auf Kosten des Nahrungsdotters ernähren, vermögen sie ihn schliesslich zu bewältigen und ihrem Körper einzuverleiben, d. h. ihn zu theilen.

Die Gastrula tritt uns hier als eine solide Sterro-Planula entgegen.

Viele Beobachtungen deuten darauf hin, dass in manchen Fällen bei der partiellen Furchung, d. h. bei der Vermehrung der centralen Merocyten, nur ein Theil derselben an die Oberfläche rückt, um hier das Blastoderm zu bilden; während andere von Anfang an im Dotter zurückbleiben.

5. Der meroblastische telolecithale Keim (Fig. 98). Wir haben ihn auf dem Acht-Blastomeren-Stadium mit ungetheilter Nahrungsdottermasse verlassen. Wir können die Protoplasmahügel auch hier als Merocyten bezeichnen. Sie stehen zu den protoplasmatischen Ansammlungen am animalen Pole der Blastomeren der holoblastischen, telolecithalen Eier in genau demselben Verhältniss, wie die Merocyten der mesolecithalen meroblastischen Keime zu den Protoplasmaportionen der Blastomeren des Geryonidenkeimes.

Die 8 primären Merocyten theilen sich, und zwar so: Die 4 centralen theilen sich in 4 secundäre centrale, am animalen Pol zusammenstossende und in 4 secundäre, peripherische. Die erstern sind nun als Micromeren vollständig von einander und vom Nahrungsdotter abgegrenzt. Die letztern bleiben als Merocyten mit dem Dotter in Verbindung. Die primären peripheren Merocyten theilen sich ebenfalls, ihre Abkömmlinge bleiben aber als Merocyten mit dem Dotter in Verbindung. Ein Theil derselben senkt

sich sogar als verästelte und wahrscheinlich amöboide Merocyten in den Nahrungsdotter ein.

Den Bezirk am animalen Pole des Keimes (Eies), an dem die Micromeren und ein Theil der Merocyten frei zu Tage treten, bezeichnet man als Keimscheibe.

Die weitere Furchung verläuft nun so, dass

1. die schon gebildeten Micromeren sich selbständig weiter theilen,

2. gegen den Rand der Keimscheibe sich von den Merocyten immer neue Micromeren abschnüren, die sich den schon bestehenden zugesellen, so dass der Umfang des Micromerenhofes oder der Keimscheibe sich vergrössert;

3. sowohl die am Rande der Keimscheibe als die in der Tiefe des Nahrungsdotters liegenden Merocyten sich beständig theilen, so dass nicht nur die Keimscheibe am Rande wächst, sondern auch der Nahrungsdotter sich immer mehr mit Merocyten bevölkert, die immer tiefer in denselben eindringen.

Schliesslich zeigt der Keim folgenden Bau: am animalen Pol in der Mitte der Keimscheibe liegt ein flacher, mehrschichtiger Haufen von Micromeren; die erste Anlage des Ectoderms. Am Rande der Keimscheibe liegen Merocyten und in der Tiefe des Dotters ebenfalls. Die meisten dieser Merocyten bilden das Material, aus denen sich durch Micromerenbildung in später zu besprechender Weise ein grosser Theil des Mesoderms und das Entoderm aufbaut. Durch Abschnürung von Micromeren aus Merocyten am Rande der Keimscheibe und durch Theilung der schon gebildeten Ectodermzellen vergrössert sich indessen die Ectodermhaube noch immer mehr, so dass sie als Blastoderm immer weiter um den Keim herumwächst.

Wir sehen, dass in der Entwickelung der meroblastischen telolecithalen Eier durch die ungeheure Ausbildung des Nahrungsdotters die Gastrulaform ausserordentlich undeutlich wird. Die Micromerenhaube stellt das Ectoderm dar; der Dotter mit den Merocyten das Entoderm und einen Teil des Mesoderms. Will man nach einem Blastoporus suchen, so kann ihm nur der von der Ectodermhaube unbedeckte Theil des Keimes entsprechen, an dem der Nahrungsdotter frei zu Tage tritt. Die Ränder des Blastoporus fallen mit den Rändern der Ectodermhaube zusammen. Die Gastrulabildung geschieht auch hier durch Epibolie; die Gastrula ist eine solide Discogastrula.

Bei der vorstehenden Darstellung sind nur die wichtigsten Typen der Furchung und Anlage der beiden primitiven Keimblätter herausgegriffen. Die Vorgänge sind in Wirklichkeit im Thierreich äusserst mannigfaltig; doch dürften sich die meisten ziemlich zwanglos in unsere Reihe von Schematen einfügen lassen. Die grosse Mehrzahl der Beobachtungen sind noch ungenügend, weil zum Theil, wie z. B. bei den meroblastischen Eiern, die Untersuchung sehr erschwert ist. Es kommt darauf an, die Vertheilung des Bildungsdotters im Ei ganz genau festzustellen und die Entstehung und Theilung der Blastomeren ganz im Einzelnen zu verfolgen.

Die Art der Gastrulation bietet durchaus kein Mittel zur Erkenntniss der Verwandtschaftsbeziehungen der Thiere, da sie durch die Menge und Vertheilung des Nahrungsdotters bedingt wird und diese bei nahe verwandten Thieren ganz verschieden und bei weit von einander abstehenden Formen ganz ähnlich sein kann.

Man hat viel darüber discutirt, welche Art der Furchung und Gastrulation die ursprünglichste sei. Die Mehrzahl der Forscher halten — nicht ohne Grund — die totale aequale Furchung, die Bildung einer Coelo-Bla-

stula und die darauf folgende Bildung einer Coelo-Gastrula durch Invagination für die ursprünglichere. Dafür spricht hauptsächlich Folgendes: 1. das Fehlen eines Nahrungsdotters, welcher bei entsprechenden Stammformen nicht vorhanden gewesen sein kann; 2. die Aehnlichkeit der Blastula mit gewissen Protozoen-Kolonien (Magosphaera, Volvox); 3. die Aehnlichkeit der Coelo-Gastrula mit einfachsten Coelenteraten (Olynthus, Hydroiden). Gerade diese Aehnlichkeit ermöglicht es, uns diese Keimformen am leichtesten als selbständiges erwachsenes Thier vorzustellen. Die gewöhnlich an der äussern Oberfläche wimpernde, frei schwimmende Gastrula besitzt einen Mund (Blastoporus), durch den sie Nahrung in die Darmhöhle aufnehmen kann oder könnte.

Wichtig ist, dass bei den meisten höhern bilateral-symmetrischen Thieren die bilaterale Symmetrie schon sehr frühzeitig auftritt. Die Gastrula dieser Thiere ist bilateral-symmetrisch, d. h. man kann nur eine Ebene durch sie legen, welche sie in 2 spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt. Demzufolge kann man an der Gastrula ein oben, ein unten, ein vorn und hinten, ein rechts und links unterscheiden. Die Gastrulae der strahligen Coelenteraten hingegen sind radiär oder besser einachsig. Es existirt eine Hauptachse, um welche wie bei einem Rotationssphaeroid alle Elemente des Körpers in Kreisen angeordnet sind. Diese Hauptachse ist ungleichpolig, an einem Pole, dem vegetativen, liegt der Blastoporus, der andere, animale ist blindgeschlossen.

Die bilaterale Symmetrie ist bei manchen bilateral-symmetrischen Thieren noch auf viel jüngere Entwickelungsstadien, auf die Blastula oder auf Furchungsstadien zurückverlegt. In einzelnen Fällen ist schon das Ei bilateral-symmetrisch, und man kann an ihm schon die zukünftigen Hauptregionen des Körpers orientiren.

Bei den einachsigen Gastrulakeimen ist der Blastoporus rund und schliesst sich in einem Punkte. Bei den bilateralen Gastrulen aber ist er spaltförmig geworden und schliesst sich entweder von vorn nach hinten, oder von hinten nach vorn, in einer Linie, die in der Symmetrie- oder Medianebene des Körpers liegt.

Ontogenie der Cnidarien. Die Furchung ist überall eine totale. Die Gastrulabildung erfolgt durch Invagination, Epibolie oder Delamination. In letzterem Falle entsteht direkt eine Coeloplanula. Wo eine Coelogastrula oder eine Sterrogastrula zu Stande kommt, scheint sich dieselbe überall, mit Ausnahme der Ctenophoren, durch Schluss des Blastoporus in eine Planula umzuwandeln. Diese ist meist freischwimmend, bewimpert, mit einem Schopf längerer, meist unbeweglicher Tasthaare am ursprünglich animalen Pole, den wir jetzt als aboralen bezeichnen. Ein Hydroid entsteht aus der Blastula, indem durch Durchbruch an der Stelle des verschlossenen Blastoporus die definitive Mundöffnung des Thieres sich bildet, das sich mit dem aboralen Körperende festgesetzt hat. Im Umkreise des Mundes knospen die Tentakeln als hohle Ausstülpungen des Ecto- und Entoderms hervor.

Die direkte Entwickelung einer craspedoten Meduse aus dem befruchteten Ei ist am genauesten bei Geryonia bekannt geworden, deren Blastula wir schon kennen gelernt haben.

Zwischen Ectoderm und Entoderm tritt Gallerte auf, deren Masse immer beträchtlicher wird, so dass die Ectodermblase durch einen grossen Abstand von der in ihr eingeschlossenen Entodermblase getrennt ist. Nur an einer Stelle, dem zukünftigen oralen Pole, der wahrscheinlich mit dem vegetativen Pole des Keims übereinstimmt, bleibt die Entodermblase mit der Ectoderm-

blase in Contakt. An dieser Berührungsstelle bildet sich vermittelst Durchbruchs der definitive Mund, während zugleich in einiger Entfernung vom Munde das Velum sich als eine ringförmige Ectodermverdickung und die 6 Tentakel als Knospen anlegen, in deren Achse solide Fortsätze des Entodermsackes hineinwachsen. Die Verbindung der entodermalen Tentakelachse mit dem Gastralsack hört bald auf. Die von den Tentakeln und dem Velum umgrenzte orale Fläche der Larve senkt sich concav ein und wird zur Subumbrella. So kommt allmählich die Medusengestalt zu Stande. Wie sich die Radiärgefässe bei Geryonia anlegen ist nicht beobachtet worden.

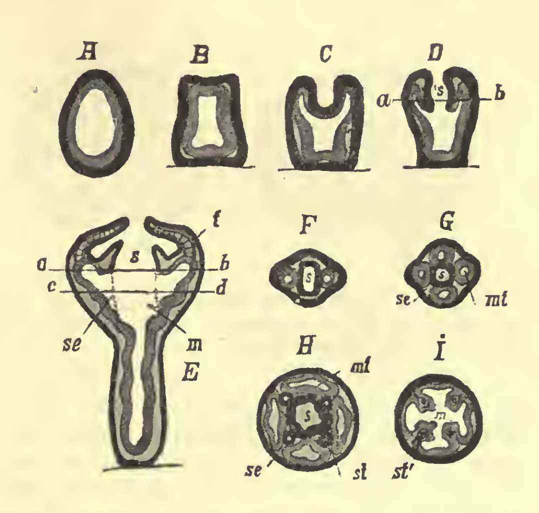


Fig. 99. **Entwickelung der Scyphula von Aurelia aurita aus der Planula, nach GÖTTE.** *A* Planula, *B* dieselbe hat sich festgesetzt, *C* Einstülpung des Schlundes, *D* Durchbruch der Darmpforte, *E* Scyphula, *F* Querschnitt durch das Stadium *C*, *G* idem durch das Stadium *D* in der Höhe der Linie *a—b*, *H* Querschnitt durch die Scyphula (*E*) in der Höhe *a—b*, *I* idem in der Höhe *c — d*. Schwarz: Ectoderm; schraffirt: Entoderm. *s* Schlund, *se* Septen, *mt* Magentaschen, *t* Tentakel, *m* Magenhöhle, *st'*, *st* Septaltrichter.

Ein Scyphopolyp (Scyphula der Acraspeden, Korallenpolyp) entsteht in folgender Weise aus einer Planula (Fig. 99). Die Planula (A) setzt sich fest (B) mit dem animalen oder aboralen Körperende. Am oralen Körperende senkt sich das Ectoderm grubenförmig ein und bildet den ectodermalen Schlund mit dem äussern Mund (C). Der Grund des Schlundes bricht dann gegen die Gastralhöhle durch (D); so entsteht die Darmpforte. Der Schlund der Scyphula ist anfänglich nicht ein rundes, sondern ein platt gedrücktes Rohr (F). Zu dessen beiden Breitseiten ragt je eine Verlängerung des Darmes zwischen ihn und die ectodermale Leibeswand vor: die beiden ersten Magentaschen. Kreuzweise zu diesen gestellt, wachsen nachher (G) 2 neue taschenförmige Ausstülpungen des Darmes zwischen Schlund und Leibeswand vor. So entstehen im Umkreise des Schlundes die 4 Magentaschen der Scyphula (G *mt*). Die benachbarten entodermalen Wände von je 2 Magentaschen legen sich aneinander und bilden die Scheidewände oder Septen (H *se*), die sich mit freiem axialen Rande auch in den Centraldarm fortsetzen und hier die sogenannten Magenleisten bilden. Im Umkreise der Mundscheibe entstehen die ersten 4 Tentakel (E *t*) als Auswüchse des Ectoderms und Entoderms. Das Entoderm bildet eine solide Achse der Tentakel, die über den 4 Magentaschen entstehen und deren Zahl sich später vermehrt.

Beim Korallenpolypen ist die Bildung der Tentakel, Magentaschen und Scheidewände, wenn nicht übereinstimmend, so doch ähnlich, die Entodermachsen der Tentakel sind von Anfang an hohl.

Ueber die Entwickelung der Scyphula zur acraspeden Meduse ist bereits p. 76, 104, 113, 114 das Nöthigste gesagt worden.

Die direkte Entwickelung acraspeder Medusen aus dem Ei ist noch nicht genügend bekannt. Vergl. über die Entwickelung des Mesoderms der Korallen p. 99.

Die Entwickelung der Ctenophoren steht in einem gewissen Gegensatz zu der aller andern Cnidarien. Die totale, inaequale Furchung des telolecithalen Eies haben wir schon geschildert; ebenso die Bildung eines zweiblättrigen Keimes durch Epibolie. Wir nehmen hier den Faden der Beschreibung der Entwickelung wieder auf.

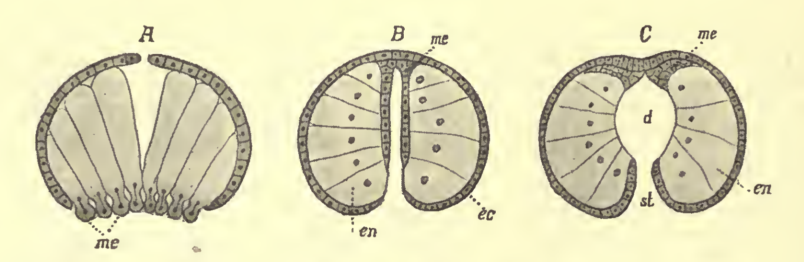


Fig. 100. **Drei frühe Entwickelungsstadien einer Ctenophore (Callianira)**, nach METSCHNIKOFF, etwas schematisirt. *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *me* Mesoderm, *d* Darmhöhle, *st* Schlund (Stomodaeum).

Nachdem die 8 Macromeren eine Haube von Micromeren gebildet haben, die das gesammte Ectoderm liefert, theilen sie sich selbst in 16 Macromeren, welche sich zu einer Platte an der vegetativen Seite des Keimes anordnen. Darauf schnürt jedes der 16 Macromeren nach unten, d. h. nach der vegetativen Oberfläche des Keimes zu, je ein Micromer ab (Fig. 100 A). Die so gebildeten 16 Micromeren stellen einen Theil der Anlage des Mesoderms, nämlich zum mindesten die Anlage des Tentakelmesoderms dar. Sie können vielleicht als Theile des Entoderms, als frühzeitige Sonderungsprodukte desselben betrachtet werden. Dann würde die Mesodermachse der Ctenophorententakel den entodermalen Tentakelkanälen oder Tentakelachsen der übrigen Cnidarien verglichen werden können.

Nachdem die 16 Mesoderm-Micromeren (*me*) gebildet sind, vertieft sich die Macromerenplatte, indem zugleich die Ectodermkappe immer mehr gegen den vegetativen Pol zu sich ausbreitet. So kommt eine Coelogastrula zu Stande, an der freilich ausser den beiden primitiven Keimblättern schon eine Mesodermanlage zu beobachten ist (B). Diese letztere kommt bei der Invagination der 16 Macromeren, welche die Anlage des entodermalen Gastro-Kanalsystems darstellen, nach innen, gegen die Darmhöhle zu zu liegen. Später gelangt sie sogar, indem ihre Elemente sich zugleich durch Theilung vermehren, ganz an den animalen Pol unter das Ectoderm (C). Am vegetativen Pol senkt sich das Ectoderm um den Blastoporus herum nach innen ein und bildet so ein Stomodaeum (*st*), die Anlage des Schlundes (fälschlich Magen) der erwachsenen Ctenophoren. Das Mesoderm am aboralen Pole nimmt, von diesem Pole aus betrachtet, die Form eines Kreuzes an. 2 gegenüberliegende Schenkel des Kreuzes erstrecken sich in die Anlagen der beiden Tentakel hinein, die als Auswüchse des Ectoderms auftreten. Das Ectoderm verdickt sich am aboralen Pole zur Anlage des Sinneskörpers (Fig. 101 *sk*). In 8 paarweise genäherten Meridianen treten an der Oberfläche des Ecto-

derms Schwimmplättchen als mit einander verschmelzende Cilien auf. Zuerst bilden sich nur wenige Schwimmplättchen in jeder Reihe; ihre Zahl aber nimmt allmählich zu. Die Hohlräume der Gastrokanäle legen sich als von der Darmhöhle nach der Peripherie vordringende Spalten an. Zwischen Entoderm und Stomodaeum einerseits und dem Ectoderm anderseits wird eine klare Secretmasse (Gallerte *g*) ausgeschieden. Die verschiedenen Elemente, welche bei den Ctenophoren die Gallerte bevölkern, sollen nach den einen Beobachtern von aus dem Ectoderm in die Tiefe wandernden Zellen abstammen, nach einer andern Annahme von der oben geschilderten Mesoblastanlage geliefert werden.

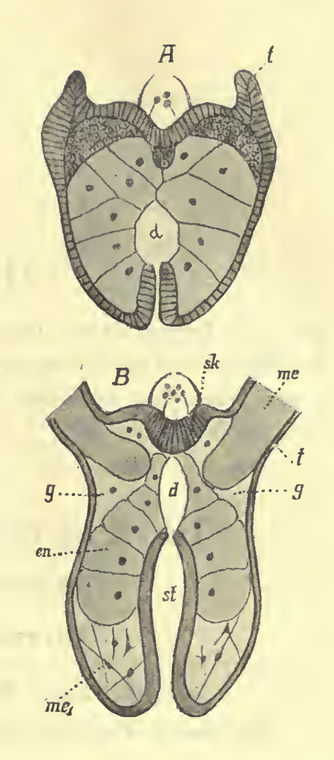


Fig. 101. **Zwei weitere Entwickelungsstadien von Callianira,** nach Metschnikoff. *en* Entoderm, *me* Mesoderm, me_1 Mesenchym, *t* Tentakel, *sk* Sinneskörper, *d* Darmhöhle, *st* Schlund (Stomodaeum), *g* Gallerte.

Litteratur.

E. Haeckel. *Die Gastrula und die Eifurchung, in: Jenaische Zeitschrift. Bd. IX.* 1877.

F. M. Balfour. *Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebersetzt von Vetter.* 2 *Bände. Jena* 1880.

Vergl. ferner die Litteraturübersicht auf p. 114.

III. KAPITEL.

Von der Organisation der Plattwürmer, von der Lebensgeschichte der Band- und Saugwürmer, der Entwickelungsgeschichte der Meeresplanarien und von dem Einfluss der parasitischen Lebensweise.

III. Kreis oder Stamm des Thierreichs.

Plathelminthes, Plattwürmer.

Systematische Uebersicht.

I. Klasse. **Turbellaria, Strudelwürmer.**

Freilebende Plathelminthen mit wimperndem Körperepithel.

I. Ordnung: Polycladidea, Meeresplanarien.

Grosse Turbellarien mit flachem, blattförmigem Körper, mit zahlreichen Eierstöcken und Hoden, ohne Dotterstöcke, meist mit 2 getrennten äusseren Geschlechtsöffnungen. Aus dem Magen entspringen zahlreiche verästelte oder anastomosirende Darmäste.

1. Tribus. Cotylea.

Mit Bauchsaugnapf. Mund und Pharynx in der Körpermitte oder davor. Tentakel fehlen oder finden sich am vordern Körperrand. Anonymus, Thysanozoon, Yungia, Cycloporus, Stylostomum, Eurylepta, Prosthiostomum.

2. Tribus. Acotylea.

Ohne Saugnapf. Mund und Pharynx in der Körpermitte oder dahinter. Tentakel fehlen oder sind 2 dorsale Nackententakel. Planocera, Leptoplana, Trigonoporus, Cestoplana.

II. Ordnung. Tricladidea. Süsswasser-, Land- und Meeresplanarien.

Der meist ansehnliche Körper gestreckt, platt. Mund und röhrenförmiger Pharynx hinter der Körpermitte. Eine gemeinsame äussere Geschlechtsöffnung mit 2 Keimstöcken und zahlreichen Hoden und Dotterstöcken. Der Darmkanal besteht aus einem vordern, unpaaren und 2 seitlichen hintern Schenkeln, die selbst wieder mit Nebenästen versehen sind.

Planaria, Dendrocoelum (in süssem Wasser), Geodesmus, Bipalium (auf dem Lande), Gunda segmentata (im Meere).

III. Ordnung. Rhabdocoelidea.

Im süssen und salzigen Wasser. Kleine Formen. Darm, wenn deutlich unterscheidbar, ein röhrenförmiger gerader Blindsack ohne oder mit sehr wenig ausgesprochenen Seitenästen. Körper gestreckt, meist drehrund, seltener plattgedrückt.

1. Tribus. Alloiocoela.

Darm vom Parenchym scharf gesondert, häufig mit kurzen seitlichen Aussackungen. Zahlreiche Hodenbläschen. Weibliche Keimdrüsen entweder 2 Ovarien oder 2 Keimdotterstöcke, oder getrennte Keim- und Dotterstöcke. Monotus, Plagiostoma, Vorticeros.

2. Tribus. Rhabdocoela.

Darm vom Parenchym scharf gesondert, ohne seitliche Aussackungen. Im Parenchym treten meist ansehnliche mit Flüssigkeit erfüllte Lücken auf, die eine Art Leibeshöhle bilden. 2 ansehnliche Hoden. Weibliche Keimdrüsen: 1 oder 2 Ovarien oder 1 oder 2 Keimstöcke uud Dotterstöcke, oder 2 Keimdotterstöcke. Vortex, Graffilla (parasitisch), Macrorhynchus, Mesostoma, Prorhynchus, Microstoma und Stenostoma (diese beiden Genera getrennt geschlechtlich), Macrostoma.

3. Tribus. Acoela.

Ohne deutlichen Darmkanal, mit verdauendem Parenchym. Ohne Excretionsorgane, mit zahlreichen sehr kleinen Hodenbläschen und 2 Ovarien. Nadina, Convoluta.

II. Klasse. **Trematoda, Saugwürmer.**

Parasitische ungegliederte Plathelminthen ohne Wimperkleid, meist mit gabelspaltigem Darm. Mund und Pharynx am vordern Körperende. 2 Hoden, 1 Keimstock und 2 verästelte oder in zahlreiche Läppchen zerfallene Dotterstöcke.

I. Ordnung. Ectoparasitica (monogenetische Saugwürmer).

Mit mindestens 3 Saugnäpfen. Entwickelung direkt, ohne Generationswechsel, Lebensgeschichte einfach, ohne Heterogenie. Tristomum. Diplozoon (zwei junge, noch nicht geschlechtsreife Thiere verschmelzen frühzeitig kreuzförmig mit einander und werden erst in diesem Zustande geschlechtsreif), Polystomum, Gyrodactylus.

II. Ordnung. Endoparasitica (digenetische Saugwürmer).

Mit höchstens 2 Saugnäpfen. Lebensgeschichte mit Heterogonie. Distoma hepaticum (Lebensgeschichte s. p. 168, Fig. 119), lanceolatum, beide in den Gallengängen der Leber der Schafe. Distoma isostomum. Gynaecophorus haematobius, im Blute (Pfortader, Venen der Baucheingeweide) des Menschen in Afrika, getrennt geschlechtlich; das Männchen mit einer Rinne an der Bauchseite zur Aufnahme des Weibchens. Amphistomum Monostomum. Die Sporocysten- und Rediengenerationen leben gewöhnlich in Wasserschnecken; die Geschlechtsgeneration meist im Darme von Wirbelthieren.

III. Klasse. **Cestoda. Bandwürmer.**

Endoparasitische Plathelminthen ohne Wimperkleid und ohne Darm, mit zahlreichen Hodenbläschen, 2 Keimstöcken und einem oder 2 in Lappen zerfallenen Dotterstöcken. Mit Haftapparaten nur am vordersten Körperrande.

I. Ordnung. Monozoa.

Ungegliederte Einzelpersonen. Amphilina, Caryophyllaeus, Archigetes.

II. Ordnung. Polyzoa.

Durch Strobilation entstehende Cestodenstöcke: gegliederte Bandwürmer. Mit Scolex und Proglottidenkette. Phyllobothrium, Tetrarhynchus, Ligula (äusserlich undeutlich gegliedert). Bothriocephalus latus; breiter Bandwurm (Fig. 117 C, p. 163) im Darme des Menschen. Ueber 3000 Proglottiden. Mit 2 Sauggruben am Kopfe. Geschlechtsöffnungen flächenständig. Larve bewimpert, im Wasser. Scolexartige Jugendform im Fleische des Hechtes, der Quappe und vielleicht noch anderer Fische. Schistocephalus. Triaenophorus. Taenia; mit 4 Saugnäpfen. T. saginata (mediocanellata) (Fig. 117 A, p. 163) ohne Haken am Rostellum, mit über 1000 Proglottiden, Geschlechtsöffnungen randständig; Im Darme des Menschen. Die Finne, ein Cysticercus, lebt in den Muskeln des Rindes. T. solium (Fig. 117 B, p. 163). Mit doppeltem Hakenkranz am Rostellum. Geschlechtsöffnungen randständig. Gegen 800 Proglottiden. Finne: Cysticercus cellulosae im Fleische des Schweines (Fig. 120, p. 171). T. serrata im Darm des Hundes. Finne: Cysticercus pisiformis in der Leber des Kaninchens und Hasen. T. crassicollis: im Darm der Hauskatze und anderer Katzenarten. Finne: Cysticercus fasciolaris in der Leber der Mäuse. T. cucumerina im Darm des Hundes, scolexartige Finne in der Leibeshöhle der Hundelaus. T. coenurus im Darm des Hundes; Finne: Coenurus cerebralis, Drehwurm, im Gehirn und Rückenmark der Schafe. T. echinococcus im Dünndarm des Hundes; Finne: Echinococcus veterinorum in der Leber des Menschen und verschiedener domesticirter Hufthiere.

I. Allgemeine Bemerkungen.

Der Kreis der Plathelminthen bildet eine sehr natürliche Abtheilung des Thierreichs, welche die drei Klassen der Turbellarien, Trematoden und Cestoden umfasst. Ihre volle Entfaltung zeigt die Organisation bei den freilebenden, sich meist kriechend fortbewegenden oder dahingleitenden Turbellarien, während bei den Trematoden und Cestoden sich in Folge der parasitischen Lebensweise mancherlei Rückbildungen und Vereinfachungen eingestellt haben. Für die Beurtheilung der Stellung der Plathelminthen im System, d. h. ihrer Verwandtschaftsbeziehungen, ist deshalb vor allem die Organisation der Turbellarien maassgebend.

Unter allen Metazoen sind es die Plathelminthen und speciell die Turbellarien, deren allgemeiner Bau am meisten mit dem der Coelenteraten und zwar der Cnidarien übereinstimmt. Man könnte sie fast als kriechende Cnidarien neben die Ctenophoren stellen.

Bei dem Mangel einer zwischen Darm und Haut herrschenden Leibeshöhle und eines gesonderten Blutgefässsystems be-

sorgt hier wie dort das Verdauungssystem als Gastrovascularapparat zugleich auch die Funktionen der Circulation. Ein After fehlt hier wie dort. Dagegen zeigen die Plathelminthen manche wesentliche Differenzirungen der Organisation, die wir bei den Cnidarien vermissen und die zum grossen Theil zu der kriechenden Lebensweise in Beziehung stehen.

Sämmtliche Plathelminthen sind bilateral-symmetrische Thiere; man kann an ihrem Körper ein vorn und hinten, ein oben und unten, ein rechts und links unterscheiden. Die aborale Körperoberfläche des Cnidarienkörpers wird bei den Plathelminthen zur Rückenfläche; die orale zur Bauchfläche, in deren Mitte ursprünglich der Mund liegt. Die Sinnesorgane sammeln sich hauptsächlich an derjenigen Stelle des Körpers an, welche beim Kriechen vorausgeht, d. h. vorn, und auch der Haupttheil des Centralnervensystems, das Gehirn, ursprünglich am aboralen Pole, d. h. im Centrum der Rückenfläche liegend, ist, den Sinnesorganen folgend, mehr oder weniger weit nach vorn gerückt.

Diejenigen Organe und Organsysteme, welche schon bei den Coelenteraten die Tendenz zeigten, sich aus dem Körperepithel unter dasselbe zu verlagern und so eine mittlere Körperschicht zu bilden, sind bei den Plathelminthen in ausgesprochener Weise mesodermal geworden, also, ganz abgesehen vom Bindegewebe, die Geschlechtsorgane, die Muskulatur und das Nervensystem. Die Muskulatur ordnet sich unter dem Körperepithel zu einer Muskelschicht, deren Elemente einen transversalen, longitudinalen und diagonalen Verlauf nehmen. Dorsoventrale Muskelfasern spannen sich zwischen Bauch- und Rückenfläche aus. Die ganze Anordnung der Muskulatur erscheint der Kriechbewegung angepasst. Das Nervensystem bildet einen in oder an der Muskelschicht liegenden Plexus von Nerven, der auf der Bauchseite stärker entwickelt ist als auf der Rückseite. In diesem Plexus treten einzelne kräftigere Nervenstämme, die in einem Centraltheil, dem Gehirn, von verschiedenen Seiten zusammentreffen, deutlicher hervor. Bei sehr vielen Plathelminthen gestaltet sich dieser Nervenplexus zu dem sogenannten Strickleiternervensystem, an dem wir folgende Haupttheile unterscheiden: 1. das am vordern Körperende liegende Gehirn, 2. zwei davon ausgehende, auf der Bauchseite verlaufende Haupt-Längsstämme, 3. Quer-Kommissuren, welche diese letztern mit einander verbinden.

Sehr charakteristisch für die Plathelminthen ist das sogenannte Wassergefässsystem, ein System feiner, einerseits sich im Mesoderm verästelnder, anderseits nach aussen mündender Kanäle; welcher sicher excretorische, daneben vielleicht auch respiratorische Bedeutung hat. Bei den Cnidarien ist kein derartiges System beobachtet worden.

Die Plathelminthen sind Hermaphroditen.

Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung durch befruchtete Eier kommt (bei Trematoden) auch parthenogenetische Fortpflanzung und (bei Turbellarien und Cestoden) ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Theilung oder Knospung vor.

Für das Verständniss der Beziehungen der Helminthen zu den Cnidarien ist die Kenntniss von zwei Thierformen nöthig, die als Zwischenformen zwischen den Ctenophoren und Turbellarien, speciell Polycladen gedeutet worden sind. Beide sind bis jetzt nur je in einem Exemplare beobachtet worden. Die eine dieser Formen ist Coeloplana Mecznikowi, die andere Ctenoplana Kowalevskii. Leider ist unsere Kenntniss hauptsächlich der ersten Form noch eine sehr mangelhafte. Ihre Geschlechts-

organe, ihre Entwickelung sind unbekannt, so dass man nicht sicher weiss, ob man es mit Jugendstadien oder mit erwachsenen Thieren zu thun hat. Aber auch im erstern Falle bieten die beiden Formen das grösste Interesse.

Coeloplana ist ein gegen 3 Linien langes und 2 Linien breites Thierchen, dessen Habitus ganz mit dem einer Polyclade übereinstimmt. Der an der ganzen Oberfläche bewimperte, plattgedrückte Körper bewegt sich kriechend auf der Bauchfläche. Im Centrum der Rückenfläche liegt ein Bläschen mit einem Otolithenhaufen. Daneben rechts und links je ein langer, einseitig gefiederter Tentakel, der in eine besondere Scheide zurückgezogen werden kann. In der Mitte der Bauchfläche liegt der Mund. Das Gastrokanalsystem besteht aus dem vierlappigen Magen und zahlreichen, davon ausstrahlenden, anastomosirenden Kanälen. Vom Magen steigen 2 Kanäle gegen die dorsale Körperoberfläche empor, wo sie vor und hinter dem Otolithenbläschen scheinbar blind endigen.

Ctenoplana zeigt im Allgemeinen dieselbe Körpergestalt wie Coeloplana; ausser der allgemeinen Wimperbekleidung hat aber diese Form auf der Rückenfläche noch 8 rosettenförmig angeordnete kurze Reihen starrer Plättchen, die den Wimper- oder Ruderplättchen der Ctenophoren entsprechen und in besonderen grubenartigen Vertiefungen liegen, aus denen sie vorgestreckt werden können. Die Anordnung des Gastrokanalapparates ist ähnlich wie bei Coeloplana. In der Mitte der Rückenfläche befindet sich ein dem Sinneskörper der Ctenophoren ähnliches Gebilde. Am Boden der den Otolithenhaufen bergenden Grube kommt jederseits ein Nervencentrum mit abgehenden Nerven vor. Jederseits daneben ein solider Tentakel mit kurzen Seitenzweigen. In der Gegend der Tentakel findet sich jederseits eine Oeffnung, welche in ein System sich im Körperparenchym verzweigender Kanäle führt, das der Entdecker von Ctenoplana mit dem Wassergefässsystem der Plathelminthen vergleicht. Unter dem Körperepithel liegt eine Basal- oder Skeletmembran; darunter eine Schicht von Längs- und unter diesen eine Schicht von Quermuskeln. Ausserdem kommen dorsoventrale, an beiden Enden verästelte Muskelfasern vor, die sich einerseits an die dorsale, anderseits an die ventrale Basalmembran ansetzen. Zum Vorstrecken und Zurückziehen der Cilienplättchen existiren besondere Bündel von Muskelfasern.

Mit den Ctenophoren stimmen diese beiden Formen hauptsächlich überein:

1. in dem Besitz eines aboralen Sinneskörpers;
2. in dem Besitz von 8 Cilienplättchenreihen (Ctenoplana);
3. im Besitz gefiederter Tentakel;
4. in der allgemeinen Architektonik des Körpers.

Coeloplana und Ctenoplana sind noch nicht bilateral-symmetrisch. Die ungleichpolige Hauptachse geht wie bei Ctenophoren vom Mund bis zum Sinneskörper. Sie ist stark verkürzt. Die Lateralebene geht durch die beiden Tentakel; die Median- oder Sagittalebene steht senkrecht auf ihr. Jede dieser Ebenen theilt den Körper in 2 congruente Hälften. Würden unsere beiden Formen immer mit demselben Ende einer Ebene, z. B. der Medianebene, voran sich bewegen, und würden sich an diesem Ende besondere Organe, etwa Sinnesorgane entwickeln, oder sich der Sinneskörper diesen nähern, so würden sie bilateral-symmetrisch werden. Man könnte dann nur eine Ebene, nämlich die Medianebene, durch sie legen, welche den Körper in 2 spiegelbildlich gleiche Hälften theilen würde. Nicht nur oben und unten, sondern auch vorn und hinten wäre dann am Körper verschieden.

Mit den Polycladen stimmen Coeloplana und Ctenoplana überein:

1. in der plattgedrückten Körpergestalt und in der Fähigkeit, sich kriechend fortzubewegen;
2. in der allgemeinen Bewimperung des Körpers;
3. im Besitz einer Skeletmembran (Ctenoplana);
4. im Besitz einer Hautmuskulatur, bestehend aus Längs- und Ringmuskelschicht;
5. im Besitz an beiden Enden verästelter dorsoventraler Muskelfasern;
6. in der allgemeinen Anordnung der Gastrokanäle;
7. im Besitz von 2 (bei Polycladen freilich ungefiederten) dorsalen Tentakeln und eines dorsalen Nervencentrums (?);
8. im Besitz eines Wassergefässsystems (Ctenoplana ?),

Die sub 1—5 citirten Eigenthümlichkeiten lassen sich auf Rechnung der kriechenden Lebensweise setzen.

Coeloplana und Ctenoplana unterscheiden sich sowohl von den Ctenophoren als von den Polycladen durch das Fehlen eines ectodermalen Schlundes. Wenigstens ist ein solcher nicht beschrieben worden.

II. Die Körperform.

Die meisten Plattwürmer sind, wie der Name sagt, mehr oder weniger flach. Blattförmig sind die Polycladen. Es kommen bei ihnen alle Zwischenformen zwischen breit ovalen und lang bandartig ausgestreckten Formen vor. Die Tricladen sind meist länglich lanzettförmig, mit etwas mehr gewölbter Rückenfläche. Unter den Land-Tricladen giebt es recht langgestreckte Formen. Bei den Rhabdocoelen herrscht grosse Mannigfaltigkeit; es finden sich flach scheibenförmige, planconvexe und häufig spindelförmige Thiere. Unter den Trematoden sind die Ectoparasiten und einige wenige Endoparasiten (z.B. Distoma hepaticum D. lanceolatum) flach, plattgedrückt; die Mehrzahl der endoparasitischen Distomaarten hingegen sind ziemlich drehrund. Die Cestoden oder „Bandwürmer“ sind bandförmig und bestehen meist aus einer Reihe hinter einander liegender, von vorn nach hinten an Grösse zunehmender Glieder (Proglottiden). Vorn, wo der Körper immer dünner wird, wird die Gliederung undeutlich. Schliesslich schwillt dieser dünne Halstheil knotenförmig zu dem mit Haftapparaten versehenen Bandwurmkopf (Scolex) an.

III. Das äussere Körperepithel.

Ein deutliches Körperepithel kommt nur bei den Turbellarien vor. Bei den Trematoden und Cestoden wird es ersetzt durch eine resistente, elastische, cuticulaähnliche Membran, welche meist von feinsten Poren durchsetzt ist. Es ist indess nicht unmöglich, dass diese Haut selbst ein stark modificirtes Epithel darstellt. Das Körperepithel der Turbellarien ist bewimpert. Die Wimperbewegung dient vornehmlich 1. zur Respiration (durch Unterhaltung einer beständigen Wassercirculation an der nackten Oberfläche der zarten und weichen Thiere), 2. zur Fortbewegung (vornehmlich der kleinen Formen).

In die Haut münden einzellige Hautdrüsen. In besondern Drüsenzellen der Haut, den sogenannten Stäbchen- oder Rhabditenzellen, entstehen spindelförmig gestaltete Drüsensecrete, die sogenannten Stäbchen oder Rhabditen, welche, obschon sie auch in andern Abtheilungen vorkommen, für die Turbellarien wegen ihrer allgemeinen Verbreitung

charakteristisch sind. Während die Stäbchendrüsenzellen bei den meisten Polycladen im Epithel selbst liegen, senken sie sich bei den meisten Tricladen und Rhabdocoeliden tief in das Parenchym ein und stehen mit dem Epithel nur durch lange dünne Fortsätze in Verbindung, in denen („Stäbchenstrassen") die Rhabditen nach aussen befördert und im Epithel abgelagert werden. Auch typische Nesselkapseln kommen im Epithel mancher Turbellarien vor. Daneben existiren zahlreiche Zwischenformen zwischen echten Rhabditen und echten Nematocysten.

IV. Das Gastrovascularsystem.

Es ist bei den Cestoden vollständig verschwunden. Die Ernährung geschieht bei ihnen durch endosmotische Diffusion der den Körper dieser Endoparasiten umgebenden Säfte in ihr Körperparenchym hinein.

Bei den übrigen Plathelminthen ist das Gastrokanalsystem wohl entwickelt und zeigt in den einzelnen Abtheilungen fast ebenso wichtige und charakteristische Modifikationen wie bei den Cnidarien. Ueberall können wir zwei Hauptheile an ihm unterscheiden: 1. einen aus einer Einsenkung der äussern Haut hervorgehenden und folglich von ectodermalem Epithel ausgekleideten Schlund- oder Pharyngealapparat und 2. den entodermalen Darm- oder Gastralapparat. Wir wollen diese Theile gesondert behandeln.

I. Der Pharyngealapparat. Er mündet durch den Mund nach aussen und durch die Darmpforte in den Gastralapparat.

Die Lage des Mundes ist in keinem Thierkreise so ausserordentlich wechselnd, wie bei den Plathelminthen. Für ursprünglich halten wir, entsprechend den in den allgemeinen Bemerkungen dargelegten Gesichtspunkten und anknüpfend an die bei Cteno- und Coeloplana bestehenden Verhältnisse, die Lage des Mundes in der Mitte der Bauchfläche. Dieses Verhalten finden wir nur bei Turbellarien, und zwar bei den Polycladen in den Familien der Anonymiden, Planoceriden und den meisten Leptoplaniden, unter den Rhabdocoeliden bei einigen Acoelen und Mesostomiden. Bei den übrigen Plathelminthen ist der Mund von der Mitte der Bauchfläche entweder mehr oder weniger weit nach vorn oder nach hinten verlagert, ohne jemals ganz das vorderste oder das hinterste Leibesende zu erreichen. Etwas vor der Mitte liegt der Mund unter den Polycladen bei den Pseudoceriden, unter den Rhabdocoeliden bei manchen Acoelen, ferner bei Mesostomiden, Probosciden und Plagiostomiden. Nahe am vordern Körperende befindet er sich bei den Euryleptiden und Prosthiostomiden unter den Polycladen, bei vielen Rhabdocoelen und allen Trematoden. Etwas hinter der Mitte liegt der Mund bei einigen Leptoplaniden unter den Polycladen, allen Tricladen und vielen Rhabdocoeliden (vornehmlich den Monotiden). Nahe am hintern Körperende treffen wir ihn bei den Cestoplaniden unter den Polycladen und bei manchen Plagiostomiden unter den Alloiocoelen.

Der Bau des Pharyngealapparates ist bei den Phathelminthen sehr mannigfaltig. Wir können nur die Haupttypen kurz erwähnen.

Durch seine grosse Einfachheit und das embryonale Verhalten zeichnet sich der Pharyngealapparat der Convolutiden, der Microstomiden und Macrostomiden unter den Rhabdocoeliden aus. (Bei den meisten Acoelen fehlt er sogar ganz.) Bei den 3 erwähnten Familien besteht er aus

einem einfachen Schlundrohr, welches zwischen Mund und Darm eingeschaltet ist (Pharynx simplex, Fig. 102 A). Dieser einfache Schlund complicirt sich zunächst dadurch, dass sich rings um ihn herum Muskeln in bestimmter Anordnung anhäufen. Die Muskelwand des Schlundes springt dann fast immer in verschiedener Weise mehr oder weniger weit gegen das Lumen des Schlundes vor, so dass wir jetzt schon am Pharyngealapparat 2 Haupttheile unterscheiden können: 1. die Schlund- oder Pharyngealtasche und 2. den in sie vorragenden muskulösen Schlundkopf oder Pharynx. Wenn die Schlundtasche wenig geräumig ist und der Pharynx mit seiner freien innern Oberfläche nur wenig weit in sie vorragt, so ist letzterer gewöhnlich kugelig oder tonnenförmig und er erscheint von dem ihn umgebenden Körperparenchym durch eine Muskelschicht scharf abgegrenzt (Pharynx bulbosus, Fig. 102 B). In dieser Gestalt treffen wir ihn bei fast allen Rhabdocoelen, bei den Plagiostomiden unter den Alloiocoelen; ferner bei sämmtlichen Trematoden.

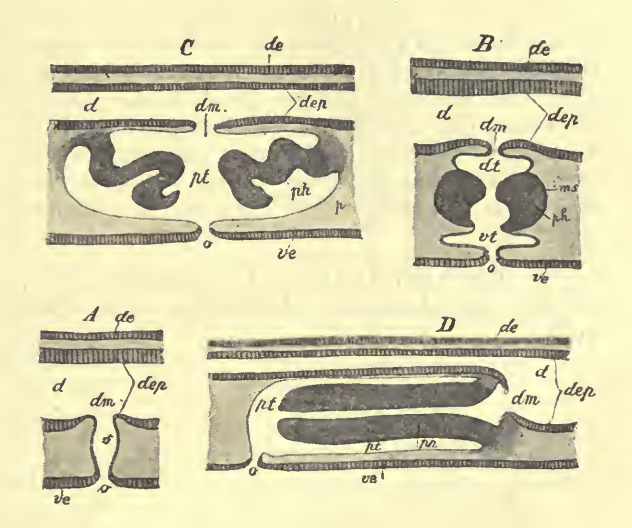


Fig. 102. *A—D* Diagrammatische Darstellung des Pharyngealapparates von Turbellarien. *A* Von Convoluta, *B* von Mesostoma, *C* von Planocera, *D* von Prosthiostomum. *de* Dorsales Körperepithel, *ve* ventrales Körperepithel, *o* Mund, *dm* Darmpforte, *pt* Pharyngealtasche, *ph* Pharynx, *d* Darm, *dep* Darmepithel, *s* Schlund, *p* Parenchym, *dt* dorsale Schlundtasche, *vt* ventrale Schlundtasche, *ms* Muskellamelle.

Bei sehr vielen Turbellarien ragt der Pharynx als eine Ringfalte weit in die meist geräumige Pharyngealscheide oder -Tasche vor und nimmt, wie letztere, eine sehr verschiedene Gestalt an, ist aber nie durch eine Muskellage scharf vom umgebenden Parenchym abgesetzt (Pharynx plicatus). Beiallen Polycladen mit Ausnahme der Euryleptiden und Prosthiostomiden ist die Pharyngealtasche sehr geräumig, oft mit sekundären, bisweilen selbst wieder verästelten Taschen versehen und der Pharynx ist ein flaches und breites Band, welches als eine Ringfalte rings von den Seitenwänden der Tasche in dieselbe hineinhängt (Fig. 102 C). Aus der Mundöffnung vorgestreckt, kann sich ein solcher Pharynx zu einer weiten Haut tuchartig ausbreiten und die Beute allseitig umhüllen, so etwa, wie man einen Gegenstand in ein Tuch einhüllt. Bei den Euryleptiden und Prosthiostomiden unter den Polycladen, ferner bei allen Tricladen und bei den Monotiden unter den Alloiocoelen wird diese Ringfalte zu einem mehr oder weniger cylindrischen und langgestreckten Muskelrohr, welches frei vom Grunde der ebenfalls cylindrischen Pharyn-

gealtasche in dieselbe hineinragt. Durch Contraction der Ringmuskulatur verlängert sich dieses Rohr und tritt aus der äussern Mundöffnung heraus (Fig. 102 D).

Der Pharynx plicatus verhält sich zur Pharyngealtasche ganz ähnlich wie der mannigfach gestaltete Mund- oder Magenstiel der acraspeden Medusen zu der Subumbralhöhle, in die er hineinragt.

Die Muskulatur des Plathelminthenpharynx besteht aus einer oder mehreren Längs- und Ringmuskelschichten und aus radiär um die Achse des Pharynx gestellten Muskelfasern.

Ueberall münden an der freien Oberfläche des Pharynx, meist am freien Ende desselben, einzellige Drüsen (Speicheldrüsen) aus. Diese Drüsen liegen entweder, wie beim vom Parenchym scharf abgegrenzten Pharynx bulbosus, im Pharynx selbst oder, wie beim Pharynx plicatus, im Parenchym zerstreut rings um die Ansatzstelle des Pharynx. Im letzteren Falle senden sie nur ihre langen und dünnen Fortsätze (Ausführungsgänge) in den Pharynx hinein.

Ueber die Lage des Pharynx und der Pharyngealtasche im Körper gilt Folgendes als Regel. Wo der Mund in der Mitte des Körpers liegt, befindet sich die Darmpforte direkt über ihm. Die Achse des Pharynx und seiner Tasche steht dann senkrecht auf der Bauchfläche. Liegt der Mund vorn, so liegt die Darmpforte hinter ihm, der Pharynx ist mit seinem freien Rande nach vorn gerichtet und wird nach vorn vorgestreckt. Das Entgegengesetzte ist der Fall, wenn der Mund hinter der Mitte des Körpers liegt. Die meist enge runde Darmpforte führt aus dem Pharynx oder der Pharyngealtasche in

II. Das entodermale Gastralsystem, welches wir successive bei den verschiedenen Abtheilungen der Plathelminthen besprechen wollen.

Ein After fehlt, wie bei den Cnidarien, durchweg.

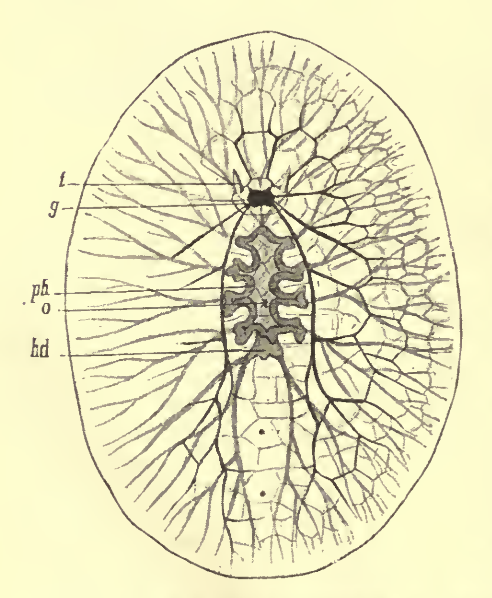


Fig. 103. **Darm- und Nervensystem von Planocera.** *t* Tentakel, *g* Gehirn, *ph* Pharynx, *o* Mund, *hd* Hinteres Ende des vom Pharynx verdeckten Hauptdarmes.

Turbellarien.

A. Polycladen (Fig. 103). Hier zeigt das Gastralsystem grosse Aehnlichkeit mit demjenigen der höhern Cnidarien (Medusen und Ctenophoren). Es besteht 1) aus dem Hauptdarm und 2) den Gastrokanälen oder Darmästen. Der meist ziemlich geräumige Haupt- oder Magendarm ist um so gestreckter, je länger der Körper ist. Wo der Pharyngealapparat sich in der Mitte des Körpers befindet, liegt er einfach über ihm, wo der Pharynx hinten liegt, befindet er sich fast ausschliesslich vor ihm. Ist der

Pharynx nach vorn verlagert, so liegt der Magendarm fast ausschliesslich hinter ihm. Aus dem Magendarm entspringen die Gastrokanäle in wechselnder Anzahl. Sie durchsetzen das Körperparenchym, indem sie in horizontaler Richtung allseitig bis gegen den Körperrand vordringen und sich unterwegs reichlich verästeln oder auch mit einander anastomosiren. Man unterscheidet paarige Gastrokanäle und einen unpaaren Kanal. Die paarigen sind mindestens in 4 Paaren, oft, besonders bei den langgestreckten Formen, in sehr zahlreichen Paaren vorhanden. Der unpaare Kanal verläuft vom Vorderende des Magendarmes in der Mittellinie des Körpers nach vorn.

Fig. 104.

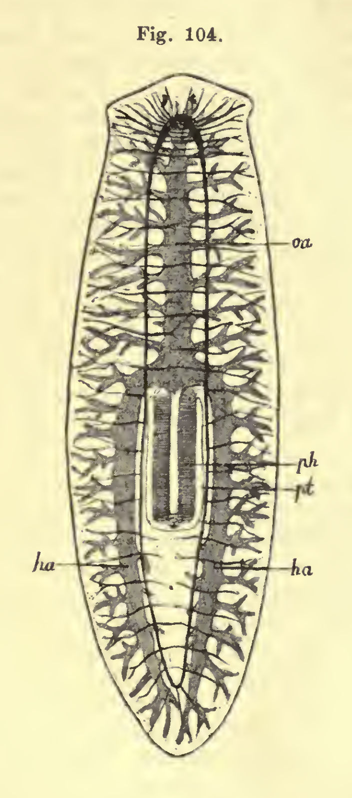


Fig. 105.

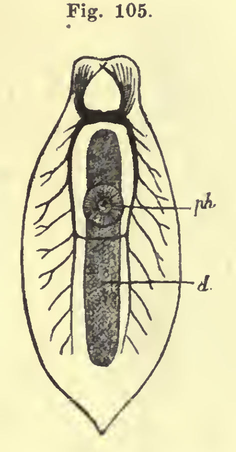


Fig. 104. Darm- und Nervensystem einer Süsswassertriclade. *va* Vorderer medianer Darmast, *ha* hintere Darmäste, *ph* Pharynx, *pt* Pharyngealtasche.

Fig. 105. Darm- und Nervensystem von Mesostoma (Rhabdocoele). *ph* Pharynx, *d* Darm.

Bei einigen Polycladen münden die Gastrokanäle durch Poren an der Rückenfläche des Körpers (Yungia) oder an dessen Rand (Cycloporus) nach aussen. Bei Thysanozoon verlaufen Divertikel der Darmäste in die zottenartigen Fortsätze auf der Rückenfläche des Körpers hinein.

B. Tricladen (Fig. 104). Hier lässt sich ein Unterschied zwischen Magendarm und Darmästen nicht machen. Direkt an der Darmpforte entspringen 3 Gastrokanäle: ein unpaarer, der in der Medianlinie nach vorn verläuft und seitliche, oft selbst wieder verästelte Abzweigungen besitzt, und 2 paarige, welche zu Seiten der Pharyngealtasche nach hinten verlaufen und seitliche Zweige nach aussen abgeben.

C. Rhabdocoelidea. Das Gastrokanalsystem ist auf einen einfachen sack- oder röhrenförmigen Darm (Fig. 105) reducirt, der in der

Mittellinie des Körpers verläuft. Mitunter zeigt derselbe (besonders bei den Monotiden) zahlreiche kurze seitliche Aussackungen.

Bei den sogenannten Acoelen wird der Darmkanal repräsentirt durch eine Masse sternförmig verästelter Zellen, in welcher keine Darmhöhle nachweisbar ist. Die Nahrung gelangt durch den Mund oder Schlund direkt in diese Masse hinein, die man auch als „verdauendes Parenchym" bezeichnet hat.

Trematoden. Das Gastrokanalsystem der Saugwürmer schliesst sich am meisten an das der Tricladen an. Da der Mund und Pharynx vorn liegt, so führt die Darmpforte hier in das vordere Ende eines kurzen, als Oesophagus bezeichneten unpaaren medianen Darmstückes, das sich bald in zwei Gabeläste spaltet, die nach hinten verlaufen (Fig. 106). Bei den breiten, blattförmigen Trematoden, zu denen die meisten ectoparasitischen Formen und auch der Leberegel gehört, gehen von diesen Gabelästen seitliche, oft selbst wieder verästelte Zweige vornehmlich nach aussen ab. Bei vereinzelten Formen (Stichocotyle, Aspidogaster) verläuft der Darm als ein unpaarer, medianer Blindsack nach hinten. Wo am vordersten Körperende ein medianer Saugnapf (Mundsaugnapf) entwickelt ist, liegt der Mund im Grunde desselben.

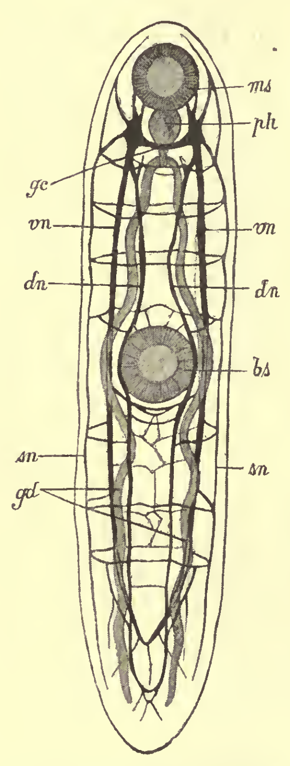


Fig. 106. Darm- und Nervensystem von Distoma isostomum (Trematoden) nach GAFFRON. *ms* Mundsaugnapf, *ph* Pharynx, *gd* Gabeläste des Darmkanals, *gc* Gehirncommissur, *dn* dorsale, *sn* laterale, *vn* ventrale Längsnerven, *bs* Bauchsaugnapf.

Das Darmepithel der Turbellarien ist in geringerer oder grösserer Ausdehnung mit Cilien besetzt. Intracellulare Nahrungsaufnahme ist bei ihnen sehr verbreitet. Die Muskulatur des Gastrokanalsystems ist im ganzen recht schwach entwickelt und besteht aus Längs- und Ringfasern. Bei den Polycladen folgen an den Darmästen einzelne Ringmuskelfasern in regelmässigen Abständen, so dass in Folge der dadurch gebildeten Einschnürungen die Darmäste ein perlschnurartiges Aussehen bekommen.

Bei dem Mangel eines Afters werden die Fäcalmassen durch den Mund nach aussen entleert. Das Gastrokanalsystem der Turbellarien mag neben den Funktionen der Verdauung und Circulation auch noch eine respiratorische Bedeutung haben.

V. Stützorgane, passive Bewegungsorgane

sind bei den meist weichen und zarten Plathelminthen wenig ausgebildet. Bei den Turbellarien, sicher wenigstens bei den Polycladen, spielt die resistente, ziemlich feste und elastische Basalmembran die Rolle eines Stützorganes, an das sich die Hautmuskulatur dicht anlegt und an welcher sich die dorsoventralen Muskelfasern inseriren. Dieselbe Rolle spielt

sicher auch die äussere Cuticula der Trematoden und Cestoden. Ferner verleiht das mehr oder weniger compakte Körperparenchym dem Körper in ähnlicher Weise ein festeres Gefüge, eine grössere Consistenz, wie das Gallertgewebe der Cnidarien.

VI. Die Muskulatur.

Die gesammten Muskelelemente der Plathelminthen können wir in folgenden 2 Hauptgruppen unterbringen: 1. die allgemeine Körpermuskulatur und 2. die besondere Muskulatur der Organe, z. B. des Darmkanals, der Begattungsapparate u. s. w. Die letztere können wir hier nicht berücksichtigen, da sie in jedem einzelnen der so ausserordentlich zahlreichen Fälle der speciellen Leistung des Organes angepasst ist. Auch die allgemeine Körpermuskulatur verhält sich durchaus nicht so gleichmässig, dass ein allgemein gültiges Schema aufgestellt werden könnte. Sie zerfällt selbst wieder 1. in die Hautmuskulatur und 2. in die dorso-ventrale Muskulatur. Die erstere liegt unter der Basalmembran der Haut oder unter der äussern Cuticula; die letztere geht quer durch das Parenchym zwischen den verschiedenen Organen hindurch und verbindet gegenüberliegende Stellen der Basalmembran oder der Cuticula.

1. Die Hautmuskulatur setzt sich aus meist deutlich gesonderten Schichten zusammen. In jeder dieser Schichten verlaufen alle Fasern nach einer bestimmten Richtung. Man unterscheidet Längsfaserschichten, Querfaserschichten und Diagonalfaserschichten. Die Diagonalfaserschicht ist natürlich immer doppelt. Auch die Längs- und Querfaserschichten können doppelt vorkommen. Die meisten, 5 oder 6 Schichten finden wir bei den Polycladen; bei den Tricladen wird die Zahl derselben geringer; wir finden hier äussere Ringfasern und innere Längsfasern, zwischen welche sich noch Diagonalfasern einschieben können. Aehnlich verhalten sich die Rhabdocoelidea, bei denen die Muskulatur unter allen Turbellarien am schwächsten ist. — Gewöhnlich ist sie auf der Rückenseite viel schwächer als auf der Bauchseite, mit der die Thiere wie mit einer Sohle kriechen. Es können dorsal einzelne Muskelschichten ganz in Wegfall kommen. Bei den Turbellarien scheint die Diagonalfaserschicht immer zwischen den andern Muskelschichten zu liegen.

Die Schichtenfolge der Hautmuskulatur ist bei den Trematoden folgende: zu äusserst liegt die Ring- oder Quermuskelschicht; dann folgt eine kräftige Längsmuskelschicht und zu innerst die Diagonalmuskelschicht. Bei den Cestoden wird die Diagonalfaserschicht ersetzt durch eine kräftige innere Ringmuskelschicht, die ziemlich tief unter der Haut liegt und von der äussern Ring- und der Längsmuskelschicht durch eine Lage von Parenchym getrennt ist.

2. Die dorso-ventrale oder sagittale Muskulatur. Ihre Fasern sind an beiden Enden verästelt (Fig. 47 *d* p. 46) und nehmen einen dorsoventralen Verlauf, indem sie durch das Parenchym hindurch von der Rückenfläche gegen die Bauchfläche hinuntersteigen. Wo Darmäste entwickelt sind, verlaufen die Fasern natürlich zwischen den aufeinanderfolgenden Aesten hindurch und bilden so eine Art von Muskelsepten, die zu dem Negativ der Gastrokanäle das Positiv liefern. Wo, wie bei breit scheibenförmigen Polycladen, die sich verzweigenden

Darmäste vom Magendarm nach allen Seiten gegen die Peripherie ausstrahlen, streben die Septen von der Peripherie mehr oder weniger weit gegen den Magendarm zu vor und wo zahlreiche Paare von seitlichen Darmästen mehr oder weniger regelmässig aufeinanderfolgen, sind sie durch ebenso regelmässige aufeinanderfolgende Muskelsepten oder Dissepimente getrennt. Dies ist der Fall bei langgestreckten Polycladen und Tricladen und zwar ganz besonders bei marinen Tricladen (Gunda), bei denen die seitlichen Darmäste unverzweigt sind. Ueberall wird bei eintretender Geschlechtsreife die Septenbildung mehr oder weniger verwischt durch die Ausbildung der männlichen und weiblichen Keimdrüsen, die sich meist zwischen die Darmäste lagern.

VII. Haftapparate

sind bei den Plathelminthen sehr verbreitet. Eine Abtheilung der Polycladen, die der Cotyleen, ist charakterisirt durch den Besitz eines muskulösen Saugnapfes, der ungefähr in der Mitte der Bauchfläche immer hinter dem Mund und den Geschlechtsöffnungen liegt. Mittels dieses Saugnapfes heften sich die Cotyleen häufig vorübergehend an Gegenständen des Meeresbodens an. Ausserdem besitzen sehr zahlreiche Turbellarien aus den verschiedensten Abtheilungen im Körperepithel besondere Klebzellen mit rauher Oberfläche, vermittelst deren sie sich anheften können.

Ganz besonders stark und in mannigfaltiger Weise ausgebildet sind die Haftapparate bei den parasitischen Trematoden und Cestoden. Sie dienen hier dazu, den Körper entweder äusserlich an der Haut oder innerlich an der Darmwand der Wohnthiere oder Wirthe zu befestigen. Zur Verwendung kommen vor allem Saugnäpfe und Saugscheiben, gestielte und ungestielte, deren Zahl, Form und Anordnung für die Systematik höchst wichtig sind. Wir heben nur das Allerwichtigste hervor:

Bei den digenetischen Trematoden kommen höchstens 2 Saugnäpfe vor (Fig. 106), von denen der eine, in dessen Grunde fast immer der Mund liegt, als Mundsaugnapf (*ms*) am vordern Körperende liegt. Der zweite fehlt entweder (Monostoma) oder liegt in verschieden grosser Entfernung vom Vorderende an der Bauchseite (*bs*) (Distoma) oder am hinteren Körperende (Amphistoma).

Bei den monogenetischen Trematoden kommen häufig zu beiden Seiten des Mundes 2 Saugnäpfe oder Sauggruben vor. Daneben findet sich am hinteren Körperende ein sehr grosser, gestielter Bauchsaugnapf (Tristoma), oder es ist der hintere Körpertheil selbst zu einer grösseren Saugscheibe umgebildet, welche selbst wieder in symmetrischer oder asymmetrischer Anordnung Saugnäpfe in verschiedener Zahl tragen kann (Polystomeae).

Auch in der Klasse der Cestoden bildet das Vorkommen von Saugnäpfen oder Sauggruben (Fig. 117 p. 163) die Regel. Sie liegen hier immer am vordersten Körperende in der Einzahl (Amphilina), in der Zweizahl (Bothriocephalus, Schistocephalus, Triaenophorus), oder in der Vierzahl (Taeniadae, Tetrarhynchidae, Tetraphyllidae). Bei den Tetraphylliden sind sie oft lang gestielt.

Als weitere Verstärkungen der Haftapparate kommen häufig Haken, Leisten, Zähne u. s. w. vor, so am Bauchsaugnapf oder an der Haftscheibe vieler monogenetischen Trematoden, an den Saugnäpfen vieler

Tetraphylliden, oder am vordersten Körperende, dem sogenannten Stirnzapfen (Rostellum) vieler Taeniaden.

Bei den Tetrarhynchiden finden sich am vordersten Körperende 4 mit Widerhaken besetzte Rüssel, die aus besondern Rüsselscheiden vorgestülpt und durch besondere muskulöse Retractoren wieder in die Scheiden zurückgezogen werden können.

VII. Das Nervensystem.

Das Nervensystem ist bei den Plathelminthen vollständig vom Körperepithel losgelöst. Fast alle seine Elemente liegen in oder dicht unter der Hautmuskulatur.

Bei den Polycladen (Fig. 103, p. 140) besteht es aus einem dichten Netzwerk feinerer und gröberer Nerven, das in oder unter der Hautmuskulatur über den ganzen Körper verbreitet, wie die Muskulatur auf der Rückseite schwächer entwickelt ist als auf der Bauchseite. In diesem Geflecht treten besondere starke Nerven hervor, die, von allen Seiten convergirend und dabei immer dicker werdend, sich in einem Nervencentrum, dem Gehirn, vereinigen, das in der Tiefe des Parenchyms unter dem vordern medianen Darmaste zwischen der Mitte und dem Vorderende des Körpers liegt. Je langgestreckter die Polycladen sind, um so näher liegt das Gehirn dem Vorderende und um so mehr treten unter den ursprünglich von allen Seiten nach dem Gehirn convergirenden Hauptstämmen die Längsnerven als besonders lange und kräftige Stämme hervor. Am stärksten sind 2 zu beiden Seiten der Medianlinie verlaufende innere Längsnerven entwickelt; dann 2 laterale äussere Längsnerven und schliesslich 2 dorsale Längsnerven. Vom Gehirn treten besondere Nerven an die Sinnesorgane heran.

Das Gehirn liegt bei allen Polycladen (mit einer einzigen Ausnahme) vor dem Munde. Nur bei Oligocladus liegt es hinter dem Munde über dem Anfangstheil der Pharyngealtasche. Die beiden innern Längsstämme fassen bei dieser Gattung in ihrem Anfangstheil das vorderste Ende der Pharyngealtasche zwischen sich, um erst hinter demselben durch das Commissurengeflecht verbunden zu werden. Gehirn, Anfangstheile der inneren Längsstämme und erste Quercommissur zwischen denselben bilden also einen den vordern Theil der Pharyngealtasche umgreifenden Ring.

Bei den Tricladen (Fig. 104, p. 141) liegt das Gehirn immer weit vorn. Besonders starck sind die ventralen inneren Längsstämme entwickelt, die einerseits durch ein Geflecht von Commissuren verbunden sind, anderseits nach aussen anastomosirende Zweige abgeben. Bei Gunda sind sowohl die nach aussen abgehenden Aeste als die Commissuren sehr einfach und regelmässig und entsprechen der Zahl nach den aufeinanderfolgenden Paaren seitlicher Darmäste. Es existirt also hier ein schönes, typisches Strickleiternervensystem.

Bei den Rhabdocoeliden (Fig. 105, p. 141) tritt uns das Nervensystem meist in einfacherer Form entgegen. Es besteht aus dem im vorderen Körpertheile gelegenen Gehirn, davon ausgehend 2 ventralen Längsnerven und mehreren kleineren, sich im vorderen Körpertheil ausbreitenden Nerven. Commissuren zwischen den Längsnerven scheinen in grösserer Anzahl nur bei den Monotiden unter den Alloiocoelen vorzukommen, die auch in anderen Punkten eine nahe Verwandtschaft zu den Tricladen zeigen. Bei Mesostoma Ehrenbergii findet sich eine Quercommissur hinter dem Pharynx und bei Microstoma lineare gehen

ausser den Längsnerven vom Gehirn noch 2 Nerven nach hinten, die, den Pharynx umfassend, hinter demselben in einander übergehen.

Den Acoelen sollte nach früheren Beobachtungen ein Nervensystem fehlen; neuerdings ist aber ein ziemlich complicirtes Nervensystem bei denselben nachgewiesen worden. Es besteht aus 2 im vordern Körpertheil hinter einander gelegenen Ganglien (von denen das vordere kleiner ist) und 6 Längsnerven, 2 inneren, 2 mittleren und 2 seitlich am Körperrand verlaufenden. Die 2 inneren entspringen aus dem hinteren Ganglion; die 2 mittleren und 2 äusseren aus dem vorderen Ganglion. Alle 6 Nerven sind mit einander durch rechtwinklig abgehende, selbst wieder anastomosirende Quercommissuren verbunden.

Das Nervensystem der Trematoden (Fig. 106, p. 142) schliesst sich eng an das der Tricladen und Polycladen an. Es besteht aus einem Gehirn, von dem ausser kleinen Nerven, die seitwärts und nach vorn verlaufen, 6 Nervenstämme nach hinten verlaufen, nämlich 2 dorsale, 2 innere ventrale und 2 äussere ventrale. Die 2 dorsalen sind unter sich und mit den seitlichen, die seitlichen mit den dorsalen und letztere wiederum unter sich durch mehr oder weniger zahlreiche Quercommissuren verbunden, die selbst wieder mit einander anastomosiren können. So verhält sich das Nervensystem vornehmlich bei ectoparasitischen Trematoden (Tristoma) und bei Distoma isostomum. Bei vielen andern Trematoden, vielleicht den meisten Distomaarten, scheint aber das Commissurensystem rückgebildet und scheinen von den 6 Längsnervenstämmen, ähnlich wie bei vielen Rhabdocoelen, nur die inneren ventralen Längsnerven kräftig entwickelt zu sein.

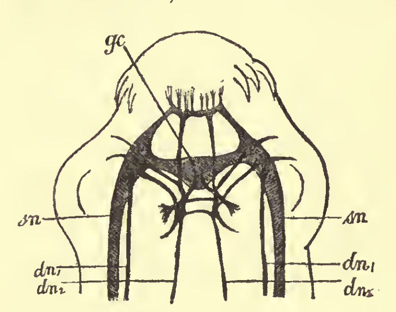


Fig. 107. Nervensystem im Scolex eines Bandwurms (Taenia serrata), nach NIEMIC. Von den 8 schwächern Längsnerven sind nur die 4 der einen Seite dn_1, dn_2 gezeichnet. *sn* Seitennerven, *gc* Haupt- oder Gehirncommissur.

Das Gehirn liegt bei sämmtlichen Trematoden über dem Munde; wo der Mund im Grunde des Mundsaugnapfes sich befindet, spannt es sich als eine Querbrücke über den vordersten Theil des Pharynx aus.

Das Nervensystem von Amphiline stimmt ganz mit dem der Distomiden überein.

Das Nervensystem der typischen Cestoden (Fig. 107) besteht aus 2 seitlichen Längsstämmen, die den ganzen Körper durchziehen und am vordersten Ende im Scolex durch eine Hauptcommissur (Gehirncommissur) verbunden sind. Ausserdem existiren meist noch mehrere, häufig 8 Längsnerven, die sich aber nicht über den Scolex hinaus nach hinten erstrecken und ferner noch Nerven, welche an die Saugnäpfe, an die Haken, an die 4 muskulösen Rüsselbulben der Tetrarhynchiden u. s. w. abgehen. Abgesehen von der Gehirncommissur, stehen alle diese Nerven im Scolex noch in complicirter Weise durch ringförmige, viereckige, polygonale oder kreuzförmige Commissuren in Verbindung. In den Gliedern (Proglottiden) sind bis jetzt keine Commissuren zwischen den Längsstämmen beobachtet worden.

Das Gehirn (Gehirnganglion, Gehirncommissur) der Plathelminthen ist nicht ausschliesslich als Centralnervensystem zu betrachten, da auch in den grössern Nervenstämmen mehr oder weniger zahlreiche Ganglienzellen vorkommen, besonders an den Verzweigungs- und Kreuzungsstellen (an den Abgangsstellen der Nerven und Commissuren). So finden sich bei manchen Tricladen die Ganglienzellen in den ventralen Längsstämmen des Strickleiternervensystems hauptsächlich an den Abgangsstellen der Quercommissuren. Wir schöpfen daraus die Vermuthung, dass die Doppelganglien der Bauchganglienkette der Würmer aus den Knotenpunkten eines Strickleiternervensystems hervorgegangen sind.

Das Nervensystem der Plathelminthen ist nach unserer Ansicht vergleichend-anatomisch von der grössten Bedeutung, weil es sich einerseits an das der Cnidarien anschliesst, anderseits bei manchen Gruppen sich nach einer Richtung umbildet, die auf das Nervensystem der Würmer und vielleicht auch der niedersten Mollusken hinweist. Ueberblicken wir die Verhältnisse unbefangen, so erscheint uns Folgendes für das Nervensystem der Turbellarien und auch der Trematoden charakteristisch. 1. Die Anordnung des Nervensystems in Form eines Nervenplexus überall unter der Haut dorsalwärts, wie ventralwärts, in engem Anschluss an die zu innervirende Muskulatur. In diesem Verhalten erkennen wir eine grosse Uebereinstimmung mit den höhern Cnidarien. 2. Die Ausbildung eines Centralorganes (Gehirn). Wir haben bei den Cnidarien gesehen, dass sich Nervencentren in engem Anschluss an die Sinnesorgane bilden, was a priori verständlich ist, denn im Nervencentrum vollzieht sich die Communication der sensiblen mit den motorischen Nerven oder Nervenfasern. Nun zeigt der feinere Bau des Gehirns der Plathelminthen auf das unzweideutigste, dass dasselbe weiter nichts ist als eine besonders entwickelte Stelle des Nervenplexus, in welchem sich motorische und sensible Nerven vereinigen. Die Sinnesorgane werden — im Zusammenhang mit der Ausbildung der bilateralen Symmetrie — immer mehr auf den vordern, beim Kriechen vorangehenden Körpertheil localisirt und es muss deshalb auch der centralisirte Nervenplexus (oder mit andern Worten das Gehirn), in welchem motorische und sensible Fasern sich vereinigen, den Sinnesorganen folgend, immer mehr gegen das vordere Körperende vorrücken.

Bei Acoelen finden wir 2 Gehirncentren, bei Cestoden verschiedene, oft recht complicirte Commissuren zwischen den Nerven im Scolex, die wohl alle zusammen als Gehirn bezeichnet werden müssen; bei gewissen Land-Tricladen kann man als Gehirn nur eine nicht scharf abgegrenzte Strecke der Längsnerven im vordern Körpertheil bezeichnen, in welcher die Ouercommissuren besonders dicht gedrängt liegen und in welche auch die sensiblen Nerven einmünden.

Als ursprüngliche Lage des Gehirns müssen wir die in der Mitte der Rückenfläche bezeichnen, mit Hinblick auf das Verhalten der Ctenophoren, Coeloplana und Ctenoplana, bei denen an dieser Stelle der Sinneskörper entwickelt ist.

Die Ausbildung eines Centraltheiles hat zur nothwendigen Folge, dass die peripheren Nerven in dem Maasse, als sie diesem Theile zustreben, zu immer stärker werdenden Stämmen zusammenfliessen, die schliesslich in das Gehirn eintreten. Die Verlagerung des Gehirns an das vordere Körperende hat zur Folge, dass die nach hinten abgehenden Nerven immer stärker werden, während die seitlichen und vorderen kürzer und dünner werden. Die stärkere Entwickelung der Muskulatur auf der Kriechfläche hat eine stärkere Entwickelung der ventralen Stämme zur Folge. Die Streckung des Körpers

ferner bedingt ein Zurücktreten der äussern Längsnervenstämme, so dass schliesslich die beiden innern Längsnerven als Hauptstämme zurückbleiben, die von Anfang an sehr kräftig sind, weil sie die zwischen ihnen in der Medianlinie liegenden wichtigsten muskulösen Organe (Pharynx, Begattungsapparate, Saugnäpfe) zu innerviren haben. So stellt sich schliesslich selbst das Verhalten des regelmässigen Strickleiternervensystems von Gunda als ein specielles Verhalten dar, ableitbar von einem allgemeinen Nervenplexus in der Haut, bedingt durch Streckung des Körpers, Localisation der Sinnesorgane am vordern Körperende und starke Entwickelung der Muskulatur auf der Bauchfläche.

Das Gehirn erscheint bei den Plathelminthen um so mehr als aus 2 seitlichen, durch Faserbrücken verbundenen Hälften oder Ganglien bestehend, je kräftiger die beiden Längsstämme des Nervensystems im Vergleich zum Gesammtnervensystem entwickelt sind.

VIII. Die Sinnesorgane.

Von Sinnesorganen kommen bei Plathelminthen vor: Organe, die ihrer Struktur nach entweder als Augen, oder als Hörorgane, oder als Tastorgane gedeutet werden. Zu ihnen gehören auch Flimmergruben, deren Funktion unbekannt ist. Sie werden von Manchen als Geruchsorgane gedeutet. Die Ausbildung der Sinnesorgane steht in direkter Beziehung zur Lebensweise. Am besten sind sie bei den freilebenden Turbellarien entwickelt. Bei den parasitischen Trematoden beginnt ihre Rückbildung, die Cestoden besitzen keine specifischen Sinnesorgane mehr.

A. Augen

kommen bei den meisten Turbellarien und ectoparasitischen Trematoden vor. Bei den erwachsenen endoparasitischen Trematoden fehlen sie, finden sich hingegen bei ihren, wenigstens temporär freilebenden Jugendformen.

Alle Polycladen besitzen Augen in grösserer Anzahl, oft viele Hundert. Ueber ihre Anordnung bemerken wir Folgendes. Immer findet sich eine Gruppe von Augen über dem Gehirn und in den Tentakeln. Viele Formen besitzen ausserdem noch Augen am vordern oder am ganzen Körperrand. Bei den Tricladen finden sich entweder 2 Augen nahe dem Vorderende, oder zahlreiche Augen am ganzen oder nur am vordern Körperrand. Bei den Rhabdocoeliden liegen gewöhnlich 2 oder 4 Augen (seltener ein unpaares Auge) direkt an und über dem Gehirn. Dieselbe Lage zeigen die 4 Augen der ectoparasitischen Saugwürmer und die 2 Augen der freilebenden Larven der endoparasitischen Trematoden.

Bei sämmtlichen Plathelminthen (mit Ausnahme der Acoelen und Microstomiden) liegen die Augen unter dem Epithel im Parenchym, bei den Rhabdocoelen und Trematoden direkt am oder im Gehirn. Doch ist, wenigstens für die Polycladen, der ontogenetische Nachweis erbracht, dass die zuerst auftretenden Augen im Ectoderm des Embryo entstehen und erst secundär in die Tiefe wandern.

Die Augen sind bei manchen Rhabdocoeliden einfache Pigmentflecke; bei andern kommt ein lichtbrechender Körper dazu. Die Augen der Tricladen, Polycladen und ectoparasitischen Trematoden sind etwas complicirter. Sie bestehen aus einem (oft einzelligen) Pigmentbecher, an dessen Mündung ein oder mehrere Nerven- oder Retinazellen als

percipirende Elemente liegen. In der Höhlung des Augenbechers liegen homogene, kernlose Stäbchen oder Keulen, wahrscheinlich Fortsätze der Retinazellen. Mit der Gruppe von Retinazellen verbindet sich ein feiner Augennerv. Bei den Polycladen, wo zahlreiche Augen vorhanden sind, verzweigen sich die aus dem Gehirn austretenden Sinnesnerven und geben je ein Aestchen an jedes einzelne Auge ab.

B. Gehörorgane

sind bei den Plathelminthen wenig verbreitet. Sie kommen nur bei den Rhabdocoeliden und hier fast ausschliesslich in der Abtheilung der Acoelen und unter den Alloiocoelen in der Familie der Monotiden vor. Sie sind immer in der Einzahl vorhanden, liegen dem Gehirn an und bestehen aus einem kleinem, kugeligen, mit Flüssigkeit gefüllten Bläschen und einem von diesem eingeschlossenen Otolithen oder Gehörsteinchen (gebildet aus kohlensaurem Kalk und einer organischen Grundlage).

C. Tastorgane

sind bei den Turbellarien allgemein verbreitet. Zunächst ist überall die ganze Haut sehr empfindlich. Sie verdankt dies der Anwesenheit zarter Tastborsten oder Büschel unbeweglicher Tasthaare, welche vornehmlich an den exponirten Körperstellen, am Körperrande (zumal am vordern) und an den Tentakeln in grösserer Zahl vorkommen. Vielleicht stehen auch die Rhabditen im Dienste der Tastempfindung. Als specifische Tastorgane sind ganz besonders die Tentakel zu erwähnen, die bei sehr vielen Polycladen, seltener bei Tricladen und Rhabdocoeliden vorhanden sind. In der Polycladenfamilie der Planoceriden finden wir auf der Rückenfläche zwischen der Mitte und dem Vorderende 2 seitliche, bewegliche, griffelförmige, solide Tentakel (Fig. 103 *t* p. 140), die bisweilen in vorübergehende Einsenkungen der äussern Haut zurückgezogen werden können. Sie können direkt mit den Tentakeln von Coelo- und Ctenoplana verglichen werden, unterscheiden sich aber von diesen und von den Senkfäden der Ctenophoren 1. dadurch, dass sie aus der Mitte der Rückenfläche mehr oder weniger weit nach vorn gerückt sind und, 2. dadurch, dass sie keine Seitenäste tragen. Bei den Pseudoceriden und Euryleptiden kommen am Vorderrande des Körpers tentakelartige Faltenbildungen des blattförmigen Körpers vor, in welche sich meist Darmästchen hineinerstrecken. Auch bei einzelnen Tricladen und bei Vorticeros unter den Rhabdocoeliden sind fühlerähnliche Hervorragungen oder Verdickungen am vordern Körperende beschrieben worden.

Ein hochentwickeltes specifisches Tastorgan ist der sogenannte Rüssel, welcher die Rhabdocoelenfamilie der Proboscidea auszeichnet. Das vordere Körperende mancher Turbellarien ist sehr retractil; es kann bei Mesostoma rostratum fernrohrartig zurückgezogen und vorgestreckt werden. Aus einem solchen Verhalten ist nun die dauernde Einrichtung der Probosciden abzuleiten. Der Rüsselapparat dieser Thiere besteht aus einer Einstülpung am vordern Körperende, auf welche sich das äussere Körperepithel fortsetzt. Diese Einstülpung kann ausgestülpt und durch besondere Retractoren wieder zurückgezogen werden. Die Einstülpung sowohl wie die sich an sie ansetzenden Retractoren sind von einer sackartigen Muskelhülle umgeben, bei deren Contraction sich der Rüssel ausstülpt. Fig. 108 A, B, C führt uns den Rüssel in verschiedenen Stadien der Ausstülpung vor. Der ganze Apparat zeigt

eine nicht zu verkennende Uebereinstimmung mit jedem einzelnen der 4 Rüssel der Tetrarhynchiden und dem später zu besprechenden Rüssel der Nemertinen.

Bei den Trematoden erscheint die Tastempfindung besonders auf die Saugnäpfe localisirt.

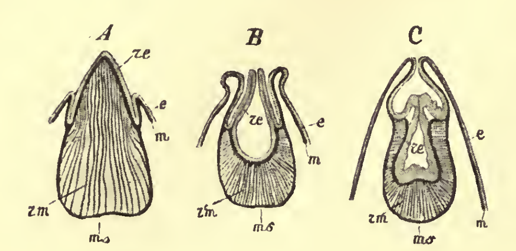


Fig. 108. Rüssel von Macrorhynchus croceus. *A* In vorgestrecktem, *B* in halb vorgestrecktem, *C* in zurückgezogenem Zustande (nach v. Graff). *re* Rüsselepithel, welches eine Fortsetzung des Körperepithels *e* ist. *ms* Muskelhülle, welche den Rüssel gegen das Körperparenchym abgrenzt, *m* Hautmuskelschicht, *rm* Zurückziehmuskeln des Rüssels.

D. Wimpergrübchen.

Bei gewissen Rhabdocoeliden, nämlich den Microstomiden, Prorhynchiden und Plagiostomiden kommen 2 paarige, seitlich am Körper in der Höhe des Gehirns liegende, stärker bewimperte Hautgrübchen vor, an die sich vom Gehirn aus ein Nerv begiebt. Sie sind als Riechgrübchen gedeutet worden. Auch bei Tricladen sind ähnliche stärker wimpernde Stellen im Epithel des Kopfendes beobachtet worden, an welche besondere Sinnesnerven herantreten. Bei Bipalium, einer Landtriclade, kommen von besondern Nerven innervirte Grübchen in grosser Anzahl am ganzen vordern Rande des halbmondförmig verbreiterten vordern Körperendes vor. Ob eine Wimperfurche, welche bei allen Polycladen dem vordern Körperrande entlang im Epithel der Bauchseite verläuft, zu den hier besprochenen Bildungen gehört, lässt sich jetzt noch nicht entscheiden.

IX. Das Körperparenchym (Reticulum).

Der ganze Raum zwischen Leibeswand und Gastrokanalsystem wird, sofern er nicht durch specifische Organe erfüllt ist, eingenommen durch ein zelliges Bindegewebe, dessen Structur im Einzelnen sehr verschiedenartig ist. Dieses Bindegewebe, das dem Gallertgewebe der höhern Cnidarien entspricht, wird als Parenchym oder Reticulum bezeichnet. Durch das Auftreten zahlreicher mit Flüssigkeiten erfüllter Vacuolen wird es häufig fein lacunär. Die Lacunen können zu flüssigkeitführenden Spalträumen zusammenfliessen, die meist klein bleiben und nur bei einzelnen Rhabdocoelen so ansehnlich werden, dass sie grössere, von einer perivisceralen Flüssigkeit erfüllte Hohlräume darstellen. In solchen Fällen kann dann das Körperparenchym die Beschaffenheit einer innere Organe epithelartig überziehenden Membran annehmen. Bei den Acoelen kennt man kein vom Darm gesondertes Parenchym, bezeichnet vielmehr die den ganzen Körper, abgesehen von den specifischen Organen, erfüllende Masse sternförmiger Zellen als verdauendes Parenchym.

X. Das Exkretions- oder Wassergefässsystem

ist für die Plathelminthen sehr charakteristisch und bis jetzt nur bei den Acoelen unter den Rhabdocoeliden vermisst worden. Es besteht aus einem System im Parenchym und zwischen den Muskeln sich verästelnder, sehr feiner, wasserklarer Kanälchen (Exkretionscapillaren), die in ein System weiterer, ebenfalls wasserklarer Kanäle einmünden, die sich in verschiedener Weise nach aussen öffnen. An der Bildung der äusserst dünnen Wandungen der Capillaren nehmen nur wenige Zellen Theil, so dass die in der Wand liegenden Kerne in grossen Abständen liegen und auf einem Querschnitt eines Kanales die das centrale Lumen umschliessende Wand einer einzigen Zelle angehört. Die Capillaren stellen deshalb Durchbohrungen von linearen Zellreihen dar und werden als intracellulär bezeichnet. Dagegen scheinen die weitern Kanäle wenigstens bei den Cestoden von einem feinen Epithel ausgekleidet, also intercellulär zu sein. Am blinden Ende einer jeden Exkretionscapillare wird der Verschluss durch eine Zelle (Fig. 109) gebildet, welche feine in das Parenchym hineinverlaufende Plasmafortsätze besitzt. In dieser Zelle, welche an ihrer gegen das Lumen der Capillare gerichteten Oberfläche ein Büschel feiner, schwingender Cilien (Wimperflamme) trägt, die in das Lumen hineinragen, sammeln sich Exkretionsstoffe (Tröpfchen, Körnchen etc.) an, die aus der Zelle in die Capillare entleert werden. Aus den Capillaren werden die Exkretionsprodukte theils durch die Bewegung der erwähnten Cilien, theils vielleicht auch durch selbständige Contractionen der Kanäle in die weitern Gefässe und von da nach aussen befördert. Bisweilen kommen auch in den seitlichen Wandungen der Capillaren und grössern Kanäle Wimperflammen vor, die auf die Wandung bildenden Exkretionszellen aufsitzen. Bisweilen zeigen die grossen Kanäle ein continuirliches Wimperkleid. Es ist nicht unmöglich, dass der grösste Theil der die Kanäle erfüllenden wasserklaren Flüssigkeit von aussen aufgenommenes Wasser ist, welches gelegentlich nach aussen entleert und wieder aufgenommen werden kann. In dieser Weise kann vielleicht das Wassergefässsystem auch respiratorische Funktionen vermitteln.

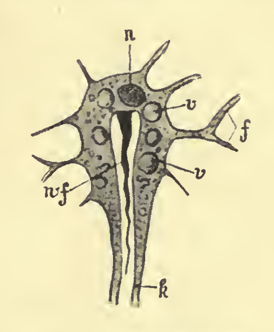


Fig. 109. Exkretionszelle am Ende eines feinen Exkretionskanales (*k*) einer Turbellarie. *n* Kern, *v* Vacuolen, *f* Fortsätze der Zelle, *wf* Wimperflamme.

Das ganze Wassergefässsystem zeigt eine entschiedene Aehnlichkeit mit einer mächtig entwickelten Hautdrüse, welche sich, wie dies bei den Plathelminthen so häufig vorkommt (Schleimdrüsen der Haut, Stäbchendrüsen, accessorische Drüsen der Begattungsapparate), tief unter die Haut in das Parenchym eingesenkt hat. Die Exkretionszellen wären dann als Drüsenzellen, die Kanäle als Drüsenausführungsgänge zu betrachten. Wir wagen es in der That, das Wassergefässsystem als eine Hautdrüse aufzufassen, welche die specielle Funktion der Exkretion übernommen hat. Bei der starken Entwickelung des Parenchyms und überhaupt der mittleren Körperschicht, und bei dem Fehlen einer Leibeshöhle ist diese Drüse genöthigt, die Exkretionsprodukte überall im Körper aufzusuchen; daher die starke Verästelung derselben.

Ueber die Anordnung der Hauptkanäle und ihre Ausmündung (Fig. 110) nach aussen bemerken wir Folgendes.

Bei den Polycladen ist darüber noch nichts ermittelt.

Bei den Tricladen (Fig. 110 C) verläuft im Körper jederseits ein Hauptkanal (oder 2 Hauptkanäle, ein ventraler und ein dorsaler, beide sind durch Kanäle verbunden, Gunda), der sich auf der Rückseite des Körpers vermittelst besonderer Aeste durch ziemlich zahlreiche, hinter einander liegende Exkretionsporen nach aussen öffnet. Diese Poren sind wenigstens bei Gunda ziemlich regelmässig angeordnet und entsprechen der Zahl nach der Zahl der seitlichen Darmdivertikel, der Quercommissuren des Nervensystems, kurz, der Zahl der sich von vorn nach hinten regelmässig wiederholenden paarigen Organe.

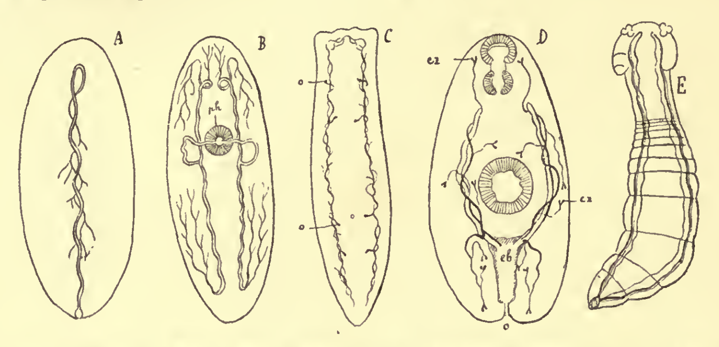


Fig. 110. **Wassergefässsystem verschiedener Plathelminthen.** *A* von **Stenostoma**. *B* von **Mesostoma** nach v. Graff. *C* **Dendrocoelum** nach Ijima. *D* **Distomum divergens** nach Fraipont. *E* **Phyllacanthide** nach Pintner. *ph* Pharynx, *o* Ausmündungen, *ez* Exkretionszellen (Endzellen), *eb* contractile Blase.

Bei den Rhabdocoeliden können wir 3 Haupttypen unterscheiden.

A. Es existiren zwei seitliche Hauptgefässe, die getrennt auf der Bauchseite nach aussen münden, und zwar a) im mittleren oder vordern Körpertheil durch besondere von ihnen abgehende, direkt nach aussen mündende quere Endstücke (Prorhynchidae), oder b) durch 2 Queräste, die in die Pharyngealtasche einmünden (Fig. 110 *B*) (Mesostomiden, Vortex ?), oder c) direkt durch 2 am hintern Körperende liegende Oeffnungen.

B. Es existiren 2 Längsstämme, die durch ein gemeinsames Endstück am hintern Körperende nach aussen münden (manche Vorticidae, Proboscidae).

C. Es existirt ein einziger medianer Hauptstamm mit Ausmündung am Hinterende des Körpers (Stenostoma unter den Microstomiden) (Fig. 110 *A*).

Auch bei den Trematoden finden wir typisch 2 Längsstämme, die entweder durch Vermittlung einer gemeinsamen contractilen Endblase von sehr verschiedener Grösse am hintern Körperende nach aussen münden (digenetische Trematoden: Distoma, Monostoma) (Fig. 110 *D*) oder getrennt durch 2 erweiterte Endstücke im vordern Körpertheile dorsalwärts sich nach aussen öffnen.

Bei Distoma hepaticum findet sich ein weiter und grosser medianer Längsstamm, der sich ziemlich weit nach vorn erstreckt und in den sich von allen Seiten Sammelkanäle ergiessen. Die äussere Mündung liegt am hintersten Körperende.

Bei den Cestoden (Fig. 110 *E*) existiren im einfachsten Falle jederseits 2 den ganzen Körper durchziehende Längsstämme, die vorn im Scolex durch eine Schlinge in einander übergehen. Am hintersten Ende des Körpers (am Hinterende des ältesten Gliedes) münden alle vier Stämme durch eine contractile Blase nach aussen (Taeniadae, Tetrabothridae, Tetrarhynchidae). Bei den Bothriocephaliden, Caryophylliden und Liguliden vermehrt sich die Zahl der Längsstämme auf 10—24, die in bestimmter Weise durch Anastomosen verbunden sind. Eine contractile Endblase, in welche alle Längsstämme einmünden, kommt nur am Ende des ältesten Gliedes des Bandwurmes vor; an allen andern Gliedern münden nach successiver Loslösung der letzten Glieder die Längsstämme direkt für sich nach aussen, oder sie können sich wenigstens theilweise blind schliessen. (Eine Ausnahme von dieser Regel scheint Taenia cucumerina zu bilden, bei der sich in dem Maasse, als sich hinten Glieder ablösen, an den vor ihnen liegenden Gliedern je eine neue contractile Endblase bildet.) Bei manchen Cestoden sind ausser den terminalen Mündungen des Wassergefässsystems nock sekundäre besondere Ausmündungen, gewöhnlich in grösserer Zahl beobachtet worden. Es sind Kanäle, welche rechtwinklig von den weitesten Kanälen abgehen und sich durch Poren nach aussen öffnen. Diese sekundären Mündungen finden sich gewöhnlich nur am vordersten Körperende, am Scolex (bei Triaenophorus, manchen Taenien und Tetrarhynchen), seltener auch in den Proglottiden (Bothriocephalus punctatus und vereinzelte andere Formen).

Die grössern Kanäle zeigen bei sehr vielen Plathelminthen, ganz besonders aber bei den Cestoden, eine Tendenz zur Inselbildung. Sie lösen sich dann in ein mehr oder minder complicirtes Anastomosennetz auf. Es ist wahrscheinlich, dass die zahlreichen durch Anastomosen verbundenen Längsstämme der oben erwähnten Cestoden durch Inselbildung aus wenigen Längsstämmen (4) hervorgegangen sind.

XI. Die Geschlechtsorgane.

Sämmtliche Plathelminthen mit Ausnahme der Gattungen Microstoma und Stenostoma unter den Rhabdocoelen und von Distoma haematobium unter den Trematoden sind Zwitter. Doch entwickeln sich die männlichen Geschlechtsprodukte fast überall früher als die weiblichen, eine Erscheinung, die man mit dem Namen des proterandrischen Hermaphroditismus belegt hat. Sowohl weibliche als männliche Geschlechtsapparate bestehen 1. aus den dem Körperparenchym eingebetteten Bildungsstätten der Geschlechtsprodukte (Ovarien und Hoden), 2. aus besondern Kanälen, Ausführungsgängen, welche die Geschlechtsprodukte von ihren Bildungsstätten wegleiten zu 3. den äussern Begattungsapparaten. Wir wollen diese 3 Theile nach einander besprechen.

A. Die Bildungsstätten der Geschlechtsprodukte.

I. Die weiblichen Keimdrüsen. Sie treten uns bei den Plathelminthen in zweifacher Weise entgegen. Erstens, und dieses ist das einfachere und gewiss auch ursprünglichere Verhalten, als einfache Eierstöcke oder Ovarien, in denen die Eikeime zu Eiern heranreifen, in deren Protoplasma selbst Deutoplasma- oder Nahrungsdotterpartikelchen auftreten. Zweitens, und das ist das abgeleitete Verhalten, in der doppelten Form von Keimstöcken und Dotter-

stöcken. Die Keimstöcke liefern die Eikeime, d. h. die jungen Eizellen. Die Dotterstöcke aber haben die Aufgabe übernommen, diesen Eizellen das für ihre weitere Entwickelung nöthige Nahrungsdottermaterial beizugeben. Die vergleichende Untersuchung hat gezeigt, dass die Dotterstöcke nicht etwa neu auftretende accessorische Drüsen des weiblichen Geschlechtsapparates sind, sondern dass sie umgewandelte, an eine specielle Funktion angepasste Ovarien, oder Theile von Ovarien sind. Dass die Keimstöcke Ovarien sind, braucht nicht hervorgehoben zu werden.

Bei den Polycladen kommen nur Ovarien, keine Dotterstöcke vor. Die Ovarien (Fig. 24 D p. 28) sind rundliche Körper, deren Bau ganz mit dem der weiblichen Gonaden der höhern Cnidarien übereinstimmt. Sie liegen in grosser Anzahl (Fig. 111 *o*) an und zwischen den Darmästen oder Gastrokanälen in den Seitentheilen des Körpers.

Bei den Tricladen finden sich in den abgelegten Eicocons neben wenigen Eiern ausserordentlich zahlreiche Dotterzellen, die den erstern bei ihrer Entwickelung zur Nahrung dienen. Auf diese Erscheinung wird Licht geworfen durch Fälle, die sich z. B. bei Polycladen und Mollusken finden, wo in ein Cocon mehrere Eier abgelegt werden, von denen sich aber meist nicht alle entwickeln, indem die einen früher oder später zerfallen und den andern als Nahrung dienen. So sind vielleicht auch die Dotterzellen in den Tricladencocons als modifizirte Eizellen zu betrachten, die sich nicht mehr entwickeln, sondern den wenigen sich entwickelnden befruchteten Eiern als Nahrung dienen. Diesem Verhalten entsprechend ist auch zwischen den keimbereitenden Organen, den Ovarien, Arbeitstheilung eingetreten; die einen liefern nach wie vor befruchtungs- und entwickelungsfähige Eier, die andern modifizirte, den erstern zur Nahrung dienende, mit Dotter beladene Eizellen, welche nicht mehr befruchtungs-, nicht mehr entwickelungsfähig sind: eben die Dotterzellen. Die erstern sind die Keimstöcke (Fig. 112 *ks*); die letztern die Dotterstöcke (*ds*). Beide sind homologe Gebilde und sehen einander in jungen Zuständen ganz ähnlich. Entsprechend der grossen Zahl von Dotterzellen, welche den Eiern mitgegeben werden, sind die Dotterstöcke viel zahlreicher als die Keimstöcke, von denen nur 2 erhalten bleiben, die, da sie nur dotterlose Eier zu liefern haben, vollständig hinreichen. Sie liegen gewöhnlich im vordern Körpertheil, während die Dotterstöcke überall in den Seitentheilen des Körpers zwischen den Darmästen vorkommen.

Bei den Rhabdocoeliden sind die keimbereitenden Organe der Zahl nach bedeutend reducirt, dagegen im Verhältniss zum Körper gewöhnlich viel grösser als die einzelnen Ovarien der Polycladen. Manche Formen besitzen nur Ovarien. So haben die Acoelen und unter den Rhabdocoelen die Macrostomiden 2 seitliche Ovarien, die Microstomiden nur ein Ovarium. Bei vielen Rhabdocoeliden gelangen sogenannte Keimdotterstöcke zur Ausbildung, indem ein häufig deutlich gesonderter Abschnitt des Ovariums bloss Eikeime, ein anderer bloss Dotter liefert.

Ein einfacher Keimdotterstock kommt vor bei den Prorhynchiden, 2 Keimdotterstöcke besitzen Proxenetes unter den Mesostomiden, Schultzia unter den Vorticiden, Cylindrostoma unter den Plagiostomiden.

Bei der grossen Mehrzahl der Rhabdocoelen und Alloiocoelen aber hat sich eine vollständige Trennung in Keimstöcke und Dotterstöcke

vollzogen. Die Keimstöcke (Fig. 113 *ks*) sind meist klein, kuglig, die Dotterstöcke (*ds*) gross, oft lappig, verästelt oder netzartig. Gewöhnlich sind die Dotterstöcke doppelt; wo sie eine einheitliche, netzartig verästelte Masse darstellen, lässt sich ihre ursprüngliche Duplicität an der Duplicität der Ausführungsgänge erkennen. Der Keimstock kommt doppelt oder in der Eizahl vor.

Einen Keimstock haben die meisten Mesostomiden, Gyrator unter den Probosciden; die meisten Vorticiden, Solenopharynx; **zwei** Keimstöcke besitzen Promesostoma, die meisten Probosciden, Provortex und Graffilla unter den Vorticiden und die Alloiocoelen.

Getrennte Keim- und Dotterstöcke finden sich bei allen Trematoden und Cestoden. Die Keimstöcke (Fig. 114 und 115 *ks*) sind entweder einfach rundlich, oder gelappt, oder verästelt. Die Dotterstöcke (*ds*) meist (mit Ausnahme der Taenien) sehr umfangreich, netzförmig verästelt oder in eine grosse Anzahl von kleinen rundlichen Körperchen oder Säckchen zerfallen.

Die Trematoden besitzen einen medianen Keimstock und 2 seitliche Dotterstöcke; die Cestoden besitzen 2 Keimstöcke und entweder 2 seitliche Dotterstöcke oder einen kleinen hintern Dotterstock (Taenien).

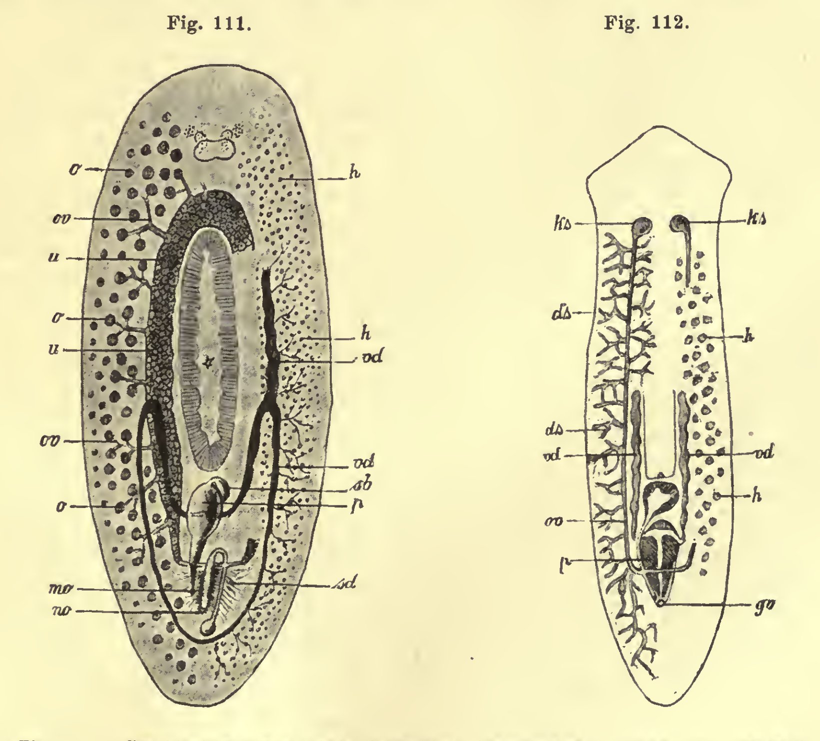


Fig. 111. Geschlechtsorgane einer Polyclade (Leptoplana). Links nur die weiblichen, rechts nur die männlichen Organe dargestellt. *o* Ovarien, *ov* Ovidukte, *u* Uterus, *h* Hoden, *vd* Vasa deferentia, *sb* Samenblase, *p* Penis, *sd* Schalendrüse, *mo* männliche, *no* weibliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 112. **Geschlechtsorgane einer Süsswasserplanarie (Triclade).** *ks* Keimstöcke, *ds* Dotterstöcke, *h* Hoden, *ov* Ovidukt, *vd* Vasa deferentia, *p* Penis, *go* gemeinsame äussere Geschlechtsöffnung.

II. Die männlichen Keimdrüsen oder Hoden sind bei den Polycladen (Fig. 111 *h*) in grosser Zahl vorhanden, wie die Eierstöcke. Sie liegen überall in den Seitentheilen des Körpers zwischen und unter den Darmästen. Aehnlich verhalten sich die zahlreichen Hoden der Tricladen (Fig. 112 *h*). Bei Gunda segmentata liegen die Hoden jederseits in einer einfachen Längsreihe in den die aufeinanderfolgenden Darmäste trennenden Dissepimenten. Sie wiederholen sich also ebenso regelmässig im Körper wie die Darmäste, Dissepimente, Quercommissuren des Nervensystems und die äusseren Mündungen des Wassergefässsystems. Bei den Rhabdocoeliden kommen entweder nur 2 Hoden (Fig. 113 *h*) vor (Rhabdocoelen) oder die Hoden zerfallen in zahlreiche im Parenchym zerstreute Läppchen und Bläschen (Acoelen, Alloiocoelen). Fast alle Trematoden (Fig. 114 *h*) besitzen 2 rundliche oder gelappte oder verästelte Hoden, während bei den Cestoden (Fig. 115 *h*) zahlreiche zerstreute Hodenbläschen vorhanden sind.

B. Die Ausführungsgänge der Geschlechtsprodukte.

Die weiblichen Leitungswege. Die weiblichen Geschlechtsdrüsen setzen sich in röhrenförmige Leitungswege fort, welche die Geschlechtsprodukte sammeln und nach aussen weiterleiten. Diese Leitungswege sind entweder Eileiter (Ovidukte), wenn sie von den Ovarien oder Keimstöcken entspringen, oder Dottergänge, wenn sie das in den Dotterstöcken erzeugte Material weiterleiten. Die Anatomie dieser Theile ist im Einzelnen so verschiedenartig, dass wir nur das Allerwichtigste hervorheben können.

Bei den Polycladen (Fig. 111) gehen von den zahlreichen Ovarien zahlreiche Eileiter oder Ovidukte (*ov*) ab, welche, indem sie häufig sich zu grossen Stämmen vereinigen, in geräumigere Röhren einmünden, die meist in der Längsrichtung zu beiden Seiten der Mittellinie verlaufen. In diesen Röhren sammeln sich zahlreiche Eier an, sie sind Eibehälter oder Uterusröhren (*u*). Bei ihrem Eintritt in den weiblichen Begattungsapparat vereinigen sie sich zu einem unpaaren Endstück, den Eiergang, in welchen die fadenförmigen Ausführungsgänge zahlreicher, dem umliegenden Parenchym eingebetteter Drüsen (*sd*) einmünden. Der Complex dieser Drüsen, deren erhärtendes Ausscheidungsprodukt die das oder die Eier umhüllende Eischale liefert, wird als Schalendrüse bezeichnet. Sie kommt fast allgemein bei allen Plathelminthen vor.

Bei den Tricladen (Fig. 112) finden sich zwei seitliche longitudinale Ovidukte (*ov*), welche die Eier von den 2 vorn im Körper liegenden Keimstöcken (*ks*) nach hinten zum Begattungsapparat leiten. Auf ihrem Wege besitzen sie Oeffnungen, durch welche die Dotterstöcke (*ds*) ihre Produkte in sie entleeren. Vor ihrer Ausmündung in den Begattungsapparat vereinigen sie sich zu einem kurzen unpaaren Eiergang, in welchen die Ausführungsgänge der Schalendrüse einmünden.

Bei den Rhabdocoeliden (Fig. 113) sitzen die weiblichen Geschlechtsdrüsen (*ks*) mit ihrem Ende gewöhnlich direkt dem äusseren Begattungsapparat an und öffnen sich in ihn. Häufig vereinigen sich sowohl Dotterstöcke als Keimstöcke vor ihrer Ausmündung zu einem gemeinsamen Endstück. Die Schalendrüse mündet entweder in den äusseren Begattungsapparat oder in eine besondere Aussackung desselben, in welche Eier und Dotter hineinbefördert werden und welche

hier als Uterus bezeichnet wird. Bei den Acoelen und Alloiocoelen konnte kein bestimmter Zusammenhang zwischen Keimdrüsen und Begattungsapparat nachgewiesen werden. Die Geschlechtsprodukte bahnen sich hier durch das Parenchym hindurch ihren Weg zum Begattungsapparat.

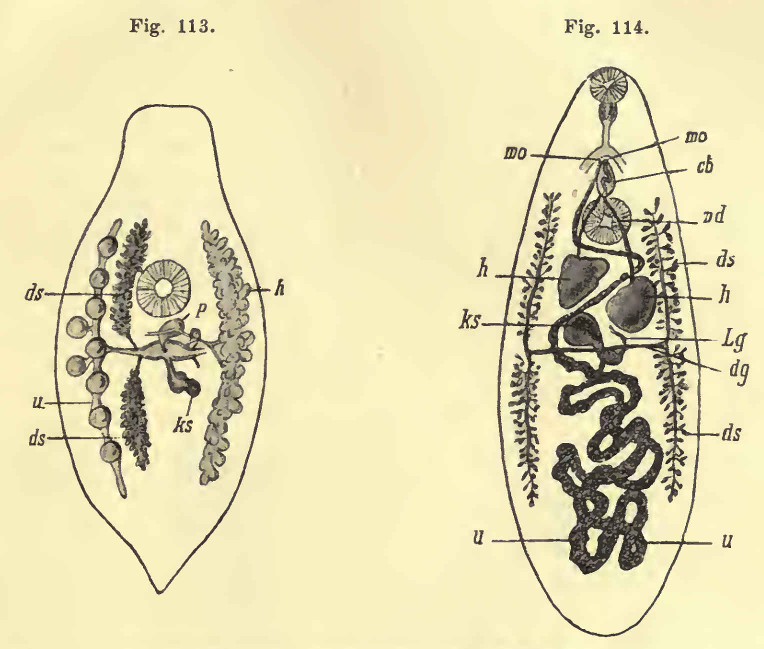


Fig. 113. **Geschlechtsorgane einer Rhabdocoele (Mesostoma Ehrenbergii).** Links ist der Hode, rechts die Dotterstöcke und der Uterus weggelassen. *h* Hode, *ds* Dotterstöcke, *u* Uterus, *p* Penis, *ks* Keimstock.

Fig. 114. **Geschlechtsorgane eines Trematoden (Distoma),** nach LEUCKART. *h* Hoden, *ks* Keimstock, *u* Uterus, *ds* Dotterstöcke, *dg* Dottergang, *vd* Vasa deferentia, *Lg* LAURER-scher Kanal, *cb* Cirrusbeutel, *mo* männliche, *wo* weibliche Geschlechtsöffnung.

Bei den Trematoden (Fig. 114) findet sich ein vom Ovarium entspringender Ovidukt; dann 2 Dottergänge (*dg*), welche den Dotter aus den beiden seitlichen Dotterstöcken sammeln. Ovidukt und Dottergänge münden zusammen in einen unpaaren Kanal, den wir als Eiergang bezeichnen wollen. Derselbe zerfällt in 2 Abschnitte; einen kleinen Anfangstheil, das Ootyp, in welchen eben die 3 erwähnten Leitungswege einmünden, und einen langen, meist geschlängelten Theil, der vom Ootyp zum Begattungsapparat führt, den Uterus (*u*). In das Ootyp münden die Ausführungsgänge der Schalendrüse. Hier erfolgt die Befruchtung, hier vereinigt sich der Dotter mit dem Ei; hier wird um das befruchtete Ei die Schale gebildet. Das Ootyp mündet meist entweder an der dorsalen oder an der ventralen Körperoberfläche noch durch einen andern Kanal, den LAURER'schen Kanal (*Lg*) nach aussen, durch welchen wahrscheinlich bei der Begattung das Sperma von aussen in das Ootyp gelangt. Die befruchteten Eier gelangen aus dem Ootyp in den Uterus, wo sie sich, wenigstens bei den Distomiden oft in ungeheuerer Anzahl ansammeln. Dem entsprechend ist der Uterus bei diesen Thieren

sehr langgestreckt und verläuft in zahlreichen Windungen, die bei reifen Thieren oft den grössten Theil des Körpers erfüllen, zum weiblichen Begattungsapparat.

Die Cestoden (Fig. 115) schliessen sich eng an die Trematoden an, hauptsächlich mit Formen, wo, wie bei Bothriocehpalus, die Geschlechtsöffnungen flächenständig liegen und 2 seitliche Dotterstöcke vorhanden sind. Die Sammelgänge der Dotterstöcke vereinigen sich bei solchen Formen zu 2 Dottergängen, die, ebenso wie die 2 Ovidukte, mit einem gemeinsamen Endstück in das Ootyp eintreten, in welches die Ausführungsgänge der Schalendrüse einmünden. Vom Ootyp aus setzt sich einerseits ein Kanal zum Begattungsapparat (*ov*) fort, anderseits entspringt aus ihm ein weiterer in Windungen verlaufender, oder mit seitlichen Taschen versehener, mit Eiern erfüllter Uterus (Fig. 115 *u*, Fig. 116), der häufig durch eine besondere Oeffnung nach aussen mündet und so an den Laurer'schen Kanal der Trematoden erinnert. Wo nur ein Dotterstock vorhanden, mündet natürlich nur ein Dottergang in das Ootyp (so in Fig. 115).

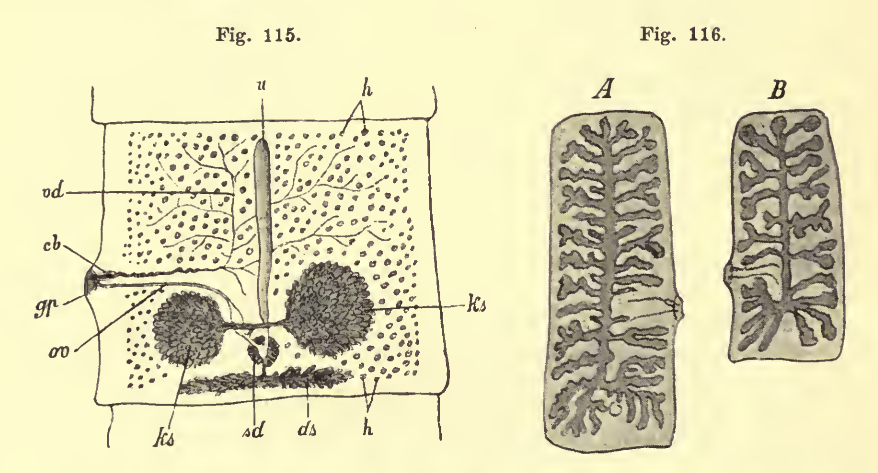


Fig. 115. Geschlechtsorgane von Taenia saginata (mediocanellata), nach Sommer. *h* Hoden, *vd* Vasa deferentia, *cb* Cirrusbeutel, *gp* Genitalporus, *ov* Ovidukt, *ks* Keimstöcke, *sd* Schalendrüse, *ds* Dotterstock, *u* Uterus.

Fig. 116. Völlig reife Proglottiden (Glieder). *A* **Von Taenia saginata,** *B* **von Taenia solium.** Die dendritische Figur stellt den Uterus dar.

II. Männliche Leitungswege. Zahlreiche sehr feine Kanälchen münden bei den Polycladen (Fig. 111) in grössere Samengänge, Vasa deferentia (*vd*), in denen sich die Samenfäden ansammeln, und die ihrerseits wieder in den männlichen Begattungsapparat (*p*) einmünden. Die feinen Kanäle entsprechen den Ovidukten; die weiteren dem Uterus des weiblichen Geschlechtsapparates. Bei den Tricladen (Fig. 112) finden sich 2 seitliche vasa deferentia (*vd*), in welche wenigstens ein Theil der Hoden ihren Inhalt direkt entleeren, während die Art und Weise der Entleerung für die weiter von den vasa deferentia entfernten Hoden noch nicht ganz sicher ermittelt ist. Bei den Rhabdocoelen (Fig. 113) setzen sich die beiden Hoden oft ohne scharfe Grenze in 2 Samenleiter fort, die entweder getrennt oder vermittelst

eines gemeinsamen Endstückes in den männlichen Begattungsapparat einmünden. Bei den Acoelen und meisten Alloicoelen fehlen besondere Leitungswege; die Samenfäden gelangen durch das Parenchym hindurch zum Begattungsapparat. Nur bei den Monotiden unter den Alloiocoelen wird die Ausleitung durch besondere flimmernde vasa deferentia vermittelt. Die beiden Hoden der Trematoden (Fig. 114) entsenden 2 sich zu einem gemeinsamen Gange vereinigende Samenleiter (*vd*). Auch bei den Cestoden (Fig. 115) münden viele von den zahlreichen Hodenbläschen herkommende Kanälchen (*vd*) in ein gemeinsames Vas deferens, das sich zum männlichen Begattungsapparat begiebt.

C. Die Begattungsapparate.

Im Bau und in der Lage der Begattungsapparate herrscht bei den Plathelminthen eine erstaunliche Mannigfaltigkeit. Oft zeigen nahe verwandte Arten hierin starke Verschiedenheiten.

I. Der männliche Begattungsapparat ist durchweg complicirter gebaut als der weibliche. Er besteht im einfachsten Falle aus einer von aussen in das Parenchym des Körpers hineinragenden muskulösen Tasche, in deren blindes, nach innen gerichtetes Ende der oder die Samenleiter einmünden. So finden wir ihn bei vereinzelten Rhabdocoeliden. Bei der grossen Mehrzahl der Turbellarien aber complicirt er sich und lässt dann meist folgende distinkte Theile unterscheiden: 1. eine Penisscheide oder Penistasche, 2. den eigentlichen Penis, 3. eine Samenblase und 4. eine Körnerdrüse. Penis und Penisscheide zeigen im Ganzen den früher geschilderten Bau des Pharyngealapparates. Der Penis ist in der That eine muskulöse Ringfalte, die von der Wand der Penisscheide in ähnlicher Weise in deren Raum hineinragt, wie der Pharynx in die Pharyngealtasche. Wie der Pharynx aus der Pharyngealtasche durch den Mund vorgestreckt wird, so der Penis aus der Penisscheide durch die Geschlechtsöffnung. Oft kann sich bei der Copulation auch die Wand der Penisscheide nach aussen umkrempeln oder ausstülpen. Die Penisscheide ist bisweilen doppelt oder in der Mehrzahl vorhanden; dann verhält sich jede innere Penisscheide zur nächst äusseren, wie ein Penis zur Penisscheide, und der ganze Apparat wird fernrohrartig vorgestreckt und ausgestülpt. Der Penis ist bald kegelförmig, bald cylindrisch, bald gekrümmt; entweder nackt oder in verschiedentlicher Weise bewaffnet. Oft zeigt sich sein freies Ende in Form einer harten, chitinigen Röhre. Zwischen Penis einerseits und dem Endstück der Samenleiter andererseits befindet sich eine blasenförmige Erweiterung mit muskulöser Wandung, die Samenblase (Fig. 111 *sb*), in welcher sich der Samen ansammelt und welche durch ihre Contraction bei der Begattung die Entleerung des Samens durch den Peniskanal (Ductus ejaculatorius) verursacht. Mit dem männlichen Begattungsapparat steht fast bei allen Turbellarien eine Körnerdrüse in Verbindung, deren morphologisches Verhalten im Einzelnen ausserordentlich verschiedenartig ist. Sie sondert ein feinkörniges Sekret ab, das sich dem Samen beimischt.

Der männliche Begattungsapparat der Trematoden (Fig. 114 *cb*) und Cestoden (Fig. 115 *cb*) ist sehr einförmig gebaut. Sein Mechanismus entspricht demjenigen eines Tetrarhynchusrüssels. Es existirt eine cylindrische oder kolbenförmige Penisscheide. In das innere, blinde Ende dieser Penisscheide mündet das unpaare Endstück des Vas de-

ferens ein. Beim Eintritt in die Penisscheide erweitert es sich gewöhnlich zu einer Samenblase und durchläuft dann als ein dünnes Rohr in Windungen die Penisscheide, um an deren äusserem Ende durch die männliche Geschlechtsöffnung auszumünden. Dieses oft im Innern mit Widerhaken ausgestattete oder mit einer elastischen Cuticula ausgekleidete Rohr wird als eigentlicher Penis bei der Contraction der Penisscheide nach aussen umgekrempelt. Der Raum zwischen Penisscheide und Penis ist durch lockeres Bindegewebe ausgefüllt. Penisscheide und Penis werden bei den Trematoden und Cestoden gewöhnlich als Cirrusbeutel und Cirrus bezeichnet. Mit dem Begattungsapparat in Verbindung stehende Drüsen sind auch hier beobachtet worden.

II. Der weibliche Begattungsapparat besteht sehr häufig, bei manchen Turbellarien und allen Trematoden und Cestoden, aus einem einfachen kürzeren oder längeren Rohr, der Scheide, welche den Eiergang oder das Ootyp mit der weiblichen Geschlechtsöffnung in Verbindung setzt. Diese Scheide dient häufig nur zur Eiablage, nicht zur Begattung, d. h. sie nimmt den Penis nicht in sich auf. Dies gilt zum mindesten für diejenigen Polycladen, die mehr als einen männlichen Begattungsapparat, aber nur eine weibliche Geschlechtsöffnung besitzen.

Bei sehr vielen Turbellarien aber differenzirt sich die Scheide zu einem kräftigen, muskulösen, oft mit einer harten Cuticula ausgestatteten Organ, der Bursa copulatrix, welche zur Aufnahme des Penis während der Begattung geeignet ist und sich oft selbständig als Anhangsorgan des weiblichen Begattungsapparates entwickeln kann. Dazu kommt bei vielen Formen noch ein weiteres kugeliges oder birnförmiges Anhangsorgan, das Receptaculum seminis, ein Reservoir, in dem der Samen nach der Begattung aufbewahrt wird.

Bei den Trematoden, vielen Cestoden und bei Trigonoporus unter den Polycladen steht das Ootyp oder der Uterus oder der Eiergang noch durch einen besondern Gang, den schon erwähnten LAURER'schen Canal, mit der Aussenwelt in Verbindung. Die physiologische Bedeutung desselben ist noch nicht ganz sicher ermittelt.

D. Lage und Zahl der Begattungsapparate und äussern Geschlechtsöffnungen.

Als Regel kann gelten, dass ein männlicher und ein weiblicher Begattungsapparat vorhanden ist, und jeder mit seiner besonderen Oeffnung irgendwo in der Mittellinie der Bauchseite nach aussen mündet. Die beiden Geschlechtsöffnungen sind einander meist sehr genähert und kommen sogar bei sehr vielen Formen, den meisten Trematoden, Cestoden und Tricladen, bei manchen Polycladen und Rhabdocoeliden in den Grund einer tieferen oder seichteren Einsenkung der äusseren Haut — Atrium genitale — zu liegen, so dass dann nur eine gemeinsame äussere Geschlechtsöffnung vorhanden ist.

Im Einzelnen herrscht grosse Mannigfaltigkeit und es zeigen sich vielfache, zum Theil auffallende Abweichungen. Bei den Polycladen liegen die Geschlechtsöffnungen immer hinter dem Munde, speciell bei den Cotyleen zwischen Saugnapf und Mund. Die männliche Oeffnung befindet sich immer vor der weiblichen. Stylochus und Stylochoplana haben eine gemeinsame äussere Geschlechtsöffnung. Bei Anonymus finden sich mehrere männliche Begat-

tungsapparate und Geschlechtsöffnungen in 2 seitlichen Längsreihen. Manche Pseudoceriden besitzen 2 männliche Begattungsapparate. Der weibliche Begattungsapparat und seine Oeffnung bleibt immer einfach. Bei Stylostomum ist für den Pharynx und den Penis eine gemeinsame äussere Oeffnung vorhanden.

Bei den Tricladen liegt die gemeinsame Geschlechtsöffnung hinter dem Munde, der männliche Begattungsapparat vor dem weiblichen.

Bei den Rhabdocoeliden sind die Verhältnisse ausserordentlich wechselnd. Bald finden sich 2 getrennte Oeffnungen, bald ein Atrium genitale und somit eine gemeinsame äussere Geschlechtsöffnung. Bald liegt die männliche Oeffnung vor der weiblichen, bald umgekehrt. Bei Prorhynchus mündet der männliche Begattungsapparat mit dem Munde aus.

Die in ein gemeinsames seichtes Atrium genitale einmündenden oder doch einander ausserordentlich genäherten Geschlechtsöffnungen der Trematoden liegen meist im vordern Körpertheil, bei den Distomiden zwischen Mund- und Bauchsaugnapf. Seltener liegen sie am hintern Körperende (z. B. Gasterostomum, Opisthotrema) oder assymmetrisch links in der Nähe des vordern Körperrandes (z. B. bei Tristomum).

Bei den Cestoden findet sich gewöhnlich ein gemeinsamer äusserer Geschlechtsporus oder es sind doch die Geschlechtsöffnungen einander sehr genähert. Der Porus genitalis oder die beiden Geschlechtsöffnungen einer Proglottis sind entweder randständig (Tetraphylliden, Tetrarhynchidae, die meisten Taeniaden, Triaenophorus) oder flächenständig (sie bezeichnen dann die Bauchseite: Ligula, Bothriocephalus, Schistocephalus, wenige Taenien). Bei Amphilina liegen sie am hintern Körperende.

Die Begattung ist gewöhnlich eine gegenseitige, so dass sich jedes der copulirenden Individuen sowohl als Männchen wie als Weibchen verhält. Doch soll auch Selbstbegattung vorkommen; z. B. bei Cestoden, vielleicht auch bei einzelnen Trematoden und Turbellarien.

Entwickelung. Wie das Atrium genitale nur eine grubenförmige Vertiefung der äussern Haut darstellt, so entsteht, wenigstens nach den an Polycladen angestellten Beobachtungen, auch der männliche und weibliche Begattungsapparat durch Einfaltung von aussen. Wahrscheinlich reicht der durch Einstülpung von aussen entstandene Theil des weiblichen Geschlechtsapparates bis zum Eiergang oder Ootyp, so dass nicht nur die in den männlichen Begattungsapparat einmündenden Drüsen, sondern auch die Schalendrüse des weiblichen Genitalapparates als modificirte Hautdrüsen aufzufassen sind.

XII. Ungeschlechtliche Fortpflanzung, Ursprung derselben. Der Organismus der Cestoden.

Viele Plathelminthen, ganz besonders die Turbellarien, zeigen ein ausgeprägtes Regenerationsvermögen. Der Körper vermag nicht nur abgerissene Stücke wieder neuzubilden, sondern es vermögen sogar kleinere oder grössere Bruchstücke des Körpers sich wieder zu ganzen Thieren zu regeneriren. Ein solches Regenerationsvermögen ist vornehmlich bei niedern, zumal bei festsitzenden Thieren sehr verbreitet. Bei den Coelenteraten ist es fast allgemein vorhanden. Der grosse Nutzen dieser Fähigkeit für die Erhaltung des Individuums und der Art liegt auf der Hand. Es sind festsitzende oder sehr langgestreckte oder zarte, weiche Thiere, die vielfachen Un-

bilden, Beschädigungen des Körpers durch Feinde u. s. w. mehr als andere ausgesetzt sind, und für die deshalb das Vermögen der Regeneration von ganz besonderm Nutzen ist. Auf das Regenerationsvermögen ist vielleicht bei allen Metazoen die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung zurückzuführen. Von einer solchen Fortpflanzungsweise sprechen wir schon, wenn eine Thierform die Eigenthümlichkeit hat, scheinbar spontan, das heisst aus uns unbekannten Ursachen, in 2 oder mehr Stücke zu zerfallen, die sich wieder zu einem dem gemeinsamen Mutterthiere ähnlichen Organismus regeneriren, oder wenn von einem Thiere aus unbekannten Ursachen sich regelmässig ein grösserer oder kleinerer Körpertheil loslöst, der so verkümmerte Körper den verlorenen Theil aber wieder aufs neue ersetzt und auch der losgelöste Theil sich wieder zu einem completen Thiere regenerirt.

So zerfällt z. B. Lumbriculus, ein zu den Oligochaeten gehörender Wurm, spontan, wenigstens scheinbar spontan, in 2 oder mehr Stücke, von denen jedes sich zu einem ganzen Thiere regeneriren kann. Gewisse Seesterne werfen scheinbar spontan einen oder mehrere Arme ab, ersetzen sie aber bald wieder durch Regeneration. Nicht genug damit, jeder losgelöste Arm vermag sich wieder zu einem completen Seestern zu regeneriren.

Der muthmaassliche Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wird aber fast immer dadurch unkenntlich, dass verschiedene Theile eines Individuums sich zu ganzen Individuen regeneriren, bevor sie sich völlig von einander getrennt haben, oder dass ein Thier einen Theil durch Regeneration wieder ersetzt, bevor sich dieser Theil völlig losgelöst hat. So entstehen vorübergehende Thierstöcke. Lösen sich die Bruchstücke oder die Theile überhaupt nicht los, so entstehen typische Thierstöcke, die bei eintretender Arbeitstheilung zwischen den zu ganzen Individuen regenerirten Theilstücken (d. h. den durch Knospung entstandenen Individuen) und durch Ausbildung einer für die specielle Funktion passenden Gestalt und Organisation derselben zu polymorphen Thierstöcken werden können.

Zur Erläuterung der eben besprochenen Ansicht scheint mir die Fortpflanzung und Lebensgeschichte acraspeder Medusen, z. B. der Aurelia, besonders geeignet. Wir wissen, dass aus dem befruchteten Ei dieser Meduse unter Umständen wieder eine Meduse hervorgehen kann, ohne dass sich ein festsitzendes, sich ungeschlechtlich vermehrendes Jugendstadium ausbildet. Gewöhnlich aber scheint sich die aus dem befruchteten Ei entwickelte Larve festzusetzen, zu einem korallenähnlichen Thier, der Scyphula, zu werden und sich nachher zu einer festsitzenden jungen Meduse, dem Scyphistoma, zu entwickeln. Hat sich dieses Scyphistoma bis zu einem gewissen Stadium entwickelt, so reisst in dem einen Falle sich der grösste Theil des Körpers als freischwimmende Meduse von dem Stiele los. Der zurückgebliebene Stiel vermag aber sich wieder zu einer ganzen festsitzenden Meduse zu regeneriren (monodiske Strobila) und der ganze Vorgang kann sich wiederholen. Hier haben wir es also schon mit einer Vermehrung durch Loslösung und nachfolgende Regeneration zu thun. Das losgelöste Stück hat freilich so wenig zu regeneriren, dass man die Regeneration als Vernarbungsprocess bezeichnen kann.

Häufig aber regenerirt der Stiel eines Scyphistoma sich zu einem neuen Scyphistoma, bevor sich die erste Meduse losgelöst hat. Und wenn diese Regenerationsvorgänge sich fortsetzen, ohne dass zunächst die Medusen sich vollständig loslösen, so erhalten wir eine polydiske Strobila. Den ganzen Vorgang bezeichnen wir als Strobilation, er ist als ungeschlechtliche Ver-

mehrung durch axiale Knospung bezeichnet worden. Die polydiske Strobila ist ein temporärer Thierstock.

Das hier Gesagte eröffnet einen Ausblick auf das Verständniss der

Organisation des Cestodenkörpers.

Am Körper der allermeisten Cestoden unterscheidet man den Scolex (Fig. 117) von einer Reihe sich an ihn anreihender Glieder oder Proglottiden (Fig. 110 E p. 152, Fig. 115, 116). Der kleine birn- oder keulenförmige Scolex besteht selbst wieder aus dem Kopfe und Halse. Der erstere ist Träger der Haftapparate (Saugnäpfe, Haken, Rüssel), vermittelst deren er an der Darmwandung des Wirthes befestigt ist. In ihm liegen die einzigen Commissuren zwischen den Längsstämmen des Nervensystems, die man als Gehirncommissuren betrachten kann. Er entspricht also dem Vorderende des Körpers der Trematoden. Auf den verdünnten Halstheil des Scolex folgen die plattgedrückten Glieder, welche zuerst klein, nach hinten immer grösser werden. Der Halstheil des Scolex erzeugt immer neue Glieder, die die schon bestehenden nach hinten verdrängen. Das älteste und grösste Glied der ganzen Kette ist somit das letzte. In den Gliedern entwickeln sich die Geschlechtsorgane, und zwar entspricht der gesammte hermaphroditische Geschlechtsapparat eines jeden Gliedes dem gesammten Geschlechtsapparat eines Trematoden. Zuerst gelangen in jedem Gliede die männlichen Geschlechtsorgane zur Ausbildung, dann die weiblichen, dann erfolgt die Befruchtung und schliesslich stellt ein Glied nicht viel mehr dar als eine Hülle, die neben den verkümmerten Geschlechtsorganen fast ausschliesslich von dem erweiterten, Tausende von befruchteten Eiern enthaltenden Uterus (Fig. 116 p. 158) erfüllt ist. Die Reihe der Glieder vom Kopf bis zum letzten Gliede repräsentirt die Reihe der aufeinanderfolgenden Stadien der Ausbildung des Geschlechtsapparates. Die letzten Glieder lösen sich von Zeit zu Zeit einzeln oder mehrere zusammen los und gelangen mit dem Kothe nach aussen.

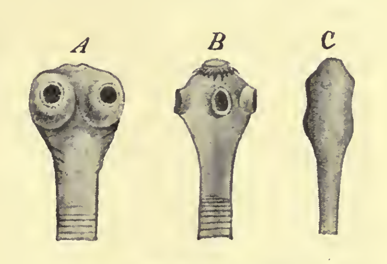


Fig. 117. 3 Bandwurmköpfe (Scolices). *A* Von Taenia saginata, *B* von Taenia solium, *C* von Bothriocephalus latus.

Vergleichen wir Kopf und Glieder, so finden wir: dem Kopf fehlt der Geschlechtsapparat; jedem Gliede fehlen die Haftapparate und die Gehirncommissuren, oder wenn wir Kopf und Proglottis mit einem Trematoden vergleichen, so finden wir: dem Kopf fehlt der Rumpf, der Proglottis fehlt der Kopf des Trematodenkörpers. Der Kopf mit einer Proglottis zusammen aber entspricht dem Kopf und Rumpf, also dem ganzen Körper eines Trematoden, abgesehen davon, dass ein Darmkanal den Cestoden ganz abgeht.

Wir kennen nun aber Formen, deren Körper zeitlebens nur aus Kopf und Rumpf besteht, und bei denen ein Scolex von einer Proglottis nicht deutlich unterscheidbar ist. Solche Formen sind Amphilina, Caryophyllaeus und Archigetes. Wir können sie ebensogut als darmlose Trematoden, wie als ungegliederte Cestoden betrachten. Jedenfalls aber stellen sie Uebergangsformen von den Trematoden zu den Cestoden dar. Sie stehen

zu den gegliederten Cestoden in einem ziemlich ähnlichen Verhältnisse, wie zeitlebens festsitzende Acraspeden, z. B. Lucernaria, zu der polydisken Strobila von Aurelia.

Ein gegliederter Bandwurm muss in der That als eine Strobila betrachtet werden. Der junge noch ungegliederte Bandwurm, der sich an der Darmwandung festsetzt, der Scolex, entspricht dem Jugendstadium eines der oben angeführten ungegliederten Cestoden, einer Amphilina, eines Caryophyllaeus oder Archigetes, bei welchem der Geschlechtsapparat in dem wenig entwickelten Rumpfe, dem spätern Halse, noch nicht entwickelt ist. Nun erfolgt die unvollkommene Abschnürung desjenigen Körpertheils, in welchem sich später die Geschlechtsorgane entwickeln, des Rumpfes oder der ersten Proglottis. Derselbe wird sofort wieder regenerirt, schnürt sich wieder ab und wird wieder regenerirt u. s. w. Die einzelnen Rümpfe bleiben kürzere oder längere Zeit in Zusammenhang und bilden die Glieder der Bandwurmkette oder -strobila. Schliesslich lösen sich, den ältesten Medusenscheiben einer polydisken Strobila von Aurelia vergleichbar, die ältesten Glieder der Bandwurmstrobila los. — Die Unterschiede in dem Vorgange, die zwischen den beiden Gruppen existiren, sind wesentlich folgende: Die sich loslösenden Medusen einer polydisken Strobila entwickeln sich weiter und ihre Geschlechtsorgane gelangen erst nach der Loslösung zur Ausbildung. Die sich loslösenden Glieder der Cestoden aber sind schon mehr als geschlechtsreif, sie haben ihre Aufgabe, die Erzeugung befruchteter Eier, erfüllt, und sie unterlassen es auch vollständig, den Theil, der ihnen fehlt, um ein completes Plathelminthenindividuum zu sein, den Kopf nämlich, zu regeneriren. Bei der Medusenstrobila ist ferner der Theil des Körpers, mit dem sie festsitzen, nämlich die Spitze der Exumbrella, ein physiologisch wie anatomisch fast bedeutungsloser Körpertheil ohne irgendwelche besondere Organe, während der Theil, mit dem die Bandwurmstrobila festsitzt, zum mindesten die Haupttheile des Centralnervensystems enthält.

Es scheint mir, dass es gerade bei den Bandwürmern nicht zu schwer ist, die Strobilation auf Regenerationserscheinungen zurückzuführen. Ausgehend von regenerationsfähigen Formen vom Baue einer Amphilina können wir verstehen, dass durch peristaltische Bewegungen des Darmkanals, in welchem die Thiere parasitisch lebten, und durch die Auswärtsbewegung des Kothes der Rumpf mit dem in ihm enthaltenen reifen Geschlechtsapparat häufig losgerissen und nach aussen entleert wurde, während aber der zurückbleibende Kopf einen neuen Rumpf zu regeneriren im Stande war. Alles das aber, das Losreissen des Rumpfes mit den Eiern, das Sitzenbleiben des Kopfes und die Regeneration, musste für diese parasitischen Formen von höchstem Nutzen sein. Durch das Losreissen des Rumpfes und die Entleerung nach aussen wurde für eine grosse Verbreitung der Eier gesorgt und damit die Wahrscheinlichkeit der Infektion neuer Wirthe oder Zwischenwirthe vergrössert. Der festsitzende Kopf konnte die einmal erworbene günstige Parasitenherberge behaupten und mit Leichtigkeit einen neuen Rumpf und neue Geschlechtsorgane regeneriren. Die vielgliedrige Strobila aber bot den immensen Vortheil, dass zahlreiche Glieder von den günstigen Ernährungsverhältnissen des Parasitismus Nutzen ziehen und die Geschlechtsorgane ausbilden konnten, während bei dem jeweiligen Losreissen des Rumpfes einer ungegliederten Taenie nicht nur längere Zeit verfliessen musste, bis wieder ein geschlechtsreifer Rumpf gebildet war,

sondern auch die günstigen Ernährungsverhältnisse viel weniger ausgenutzt wurden.

Es giebt Taenien mit nur sehr wenigen Gliedern (Taenia Echinococcus mit 3—4 Proglottiden), andere besitzen deren viele Hundert.

Bei einigen Taenien, wie bei Ligula und Triaenophorus, ist die äussere Gliederung mehr oder weniger undeutlich; innerlich findet sich aber dieselbe Wiederholung der Geschlechtsapparate wie bei den typisch gegliederten Bandwürmern, von denen diese Formen wohl zweifelsohne abgeleitet werden müssen.

Bei Süsswasser-Tricladen ist Vermehrung durch Theilung beobachtet worden.

Unter den Rhabdocoelen finden sich bei den Gattungen Microstoma und Stenostoma interessante Vorgänge der Fortpflanzung durch axiale Knospung. Sie sind am besten bei M. lineare untersucht. Im hintern Körpertheil eines Individuums bildet sich eine doppelte quere Scheidewand zwischen Darm und Haut. Unmittelbar dahinter legen sich die für den Kopftheil von Microstoma charakteristischen Organe: Pharynx und Gehirn mit den Pharynx umgreifender Nervencommissur an. Später rücken die beiden Septen etwas auseinander. Zwischen ihnen schnürt sich der Körper ringförmig ein und auch der Darm folgt schliesslich dieser Einschnürung. Dann erst erfolgt die spontane Loslösung der beiden Stücke voneinander. Lange bevor aber diese Loslösung erfolgt, sind an den beiden Stücken neue Erscheinungen aufgetreten. Zunächst wächst das hintere Stück zu der Grösse des vordern Stückes heran. Dann bildet sich im hintern Theile jedes Stückes wieder ein Kopftheil. Die so abgegrenzten hintern Stücke der beiden Hauptstücke wachsen wieder zur Grösse der beiden vor ihnen liegenden Stücke hinan. Jetzt besteht der ganze Körper aus 4 gleich grossen Stücken. Der Vorgang wiederholt sich in derselben Weise noch zweimal, bis 16 Stücke gebildet sind, d. h. bis der Wurmstock aus 16 Individuen besteht, von denen das vorderste den ursprünglichen Pharynx, das ursprüngliche Gehirn u. s. w. besitzt. Dann erfolgt gewöhnlich die spontane Trennung der Individuen.

Vermehrung durch Knospung kommt ferner noch bei den eigenthümlichen als Blasenwürmer oder Finnen bezeichneten Jugendstadien von Taenien vor, und zwar bei den als Coenurus und Echinococcus bezeichneten Finnen. Davon weiter unten.

XIII. Ontogenie der Polycladen.

Für eine kurze Darstellung der Entwickelung der Plathelminthen aus dem befruchteten Ei wählen wir die Turbellarien, und zwar speciell die Polycladen. Die Ontogenie der Rhabdocoelen ist fast unbekannt und die Entwickelung der Tricladen scheint uns stark cänogenetisch zu sein. Die Eier dieser Thiere entwickeln sich auf Kosten der zahlreichen Dotterzellen, inmitten derer sie innerhalb der Eicocons eingebettet liegen und man könnte mit Fug und Recht sagen, dass die Eier und Embryonen der Tricladen parasitisch von eben diesen Dotterzellen leben, was bei den Polycladen nicht der Fall ist.

Die ersten Furchungsstadien haben wir früher schon (p. 123, Fig. 94) beschrieben und illustrirt. Die zuerst sich abschnürenden 4 Micromeren liefern das ganze Ectoderm, die darauf sich abschnürenden 4 oder zweimal 4 Micromeren bilden einen grossen Theil des spätern Mesoderms. Die Abkömmlinge der 4 Ectoderm-Micromeren umwachsen, indem sie sich fort-

während theilen, den ganzen Keim, indem sie dabei nicht nur die 4 Macromeren, sondern auch die 4 oder 8 Mesoderm-Micromeren einschliessen. Sie bilden also schliesslich eine continuirliche Schicht von Epithelzellen um den ganzen Keim, welche nur am vegetativen Pol durch eine Längsspalte, der ventralen Medianlinie des Embryo entsprechend, unterbrochen ist. Diese Längsspalte wird als Blastoporus gedeutet, sie schliesst sich rasch vollständig. Der Keim steht jetzt auf dem Stadium einer bilateral-symmetrischen Planula, bei der freilich zwischen den Anlagen des Entoderms (den 4 Macromeren, die sich inzwischen durch Theilung der einen zu 5 vermehrt haben) und des Ectoderms schon Mesodermanlagen vorhanden sind. Die 4 oder 8 Mesodermmicromeren vermehren sich frühzeitig durch Theilung und bilden so entweder einen Kranz von Mesodermzellen oder 4 Haufen von Mesodermzellen (2 vordere und 2 hintere Haufen). Die allseitig umschlossenen Macromeren fahren fort, Micromeren abzuschnüren, welche sich durch Theilung vermehren und das Darmepithel liefern. Die dotterhaltigen Macromeren zerfallen schliesslich und der Dotter wird von den Darmzellen aufgenommen. — Im Bereiche des ursprünglichen Blastoporus entsteht eine Einsenkung des Ectoderms, das Stomodaeum, als Anlage des Pharyngealapparates. Jetzt steht der Keim, abgesehen davon, dass er bilateral-symmetrisch ist, auf dem Stadium einer Scyphula oder einer jungen Ctenophorenlarve.

Die Mesodermzellen breiten sich immer mehr zwischen Entoderm und Ectoderm aus. An der dem Stomodaeum gegenüberliegenden Seite, in der Nähe des ursprünglichen animalen Poles, doch in der Medianebene etwas verschoben, so dass jetzt vorn und hinten deutlich zu unterscheiden ist, treten im Ectoderm die ersten Sinnesorgane auf in Form von 2 oder 3 Augen, ferner Zellen, die ein Büschel langer Haare tragen. Im Anschluss an diese Sinnesorgane, von denen die Augen bald unter das Ectoderm in die Tiefe rücken und mesodermal werden, entsteht durch Wucherungen des Ectoderms die paarige Anlage des Gehirns, die ebenfalls bald in die Tiefe rückt und mesodermal wird. Die beiden Anlagen verbinden sich secundär durch Querbrücken. Die Hauptnervenstämme scheinen sich in Form von Auswüchsen der Gehirnanlage, die wir als Scheitelplatte bezeichnen, anzulegen.

Das ectodermale Körperepithel hat sich frühzeitig mit Cilien besetzt. Im Centrum des Entoderms entsteht dadurch, dass der Dotter von den sich peripher epithelartig anordnenden Entodermzellen immer mehr resorbirt wird, die Darmhöhle, in welche der Grund des Stomodaeums bald durchbricht. So bildet sich die Darmpforte. Das Stomodaeum verwandelt sich in folgender Weise in den definitiven Pharyngealapparat. Es tritt an ihm eine ringförmige Ausstülpung auf, die Anlage der Pharyngealtasche. Diese ist rings von einer Ansammlung von Mesodermzellen umgeben. In die Pharyngealtasche wächst der Pharynx selbst wieder als eine ringförmige Falte, bestehend aus Mesodermzellen und Epithelüberzug, hinein. Der bis jetzt ziemlich kuglige Körper fängt an sich abzuplatten; man kann die Fläche, in der der Mund liegt, als Bauchfläche, von der Rückenfläche, unter welcher Gehirn und Augen liegen, unterscheiden. Die Mesodermzellen breiten sich überall zwischen Darm und Körperepithel aus und bilden eine continuirliche Masse, die auf der Bauchseite dicker ist. Diejenigen Mesodermlagen, die dicht unter dem Epithel liegen, liefern die Hautmuskulatur; die tiefern Mesodermzellen liefern das Körperparenchym und höchst wahrscheinlich auch die keimbereitenden Organe des Geschlechtsapparates.

Bei einer Reihe von Polycladen, deren Embryonen sehr frühzeitig als

freischwimmende Müller'sche Larven (Fig. 118) die Eischalen verlassen, entwickelt sich ein den Körper unmittelbar vor dem Munde umgürtender Ring stärkerer und längerer Wimpern, ein sogenannter praeoraler Wimperring, der auf 4 oder 8 Fortsätze des Körprrs ausgezogen ist, von denen einer unmittelbar vor dem Munde und einer in der Mittellinie des Rückens liegt, während die andern 2 oder 6 paarweise seitlich liegen. Diese Fortsätze mit ihren stärkern Wimpern werden eingezogen und resorbirt, wenn die freischwimmenden Larven zu Boden sinken und die kriechende Lebensweise anfangen.

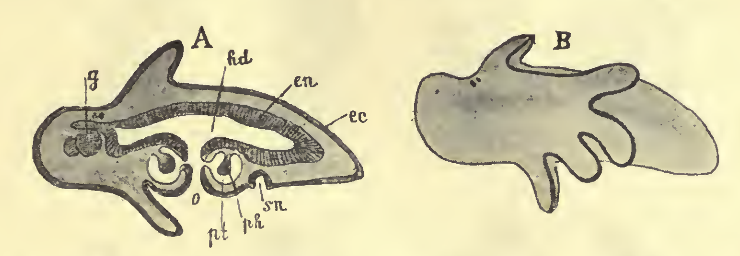


Fig. 118. **Müller'sche Polycladenlarve (von Thysanozoon oder Yungia).** *A* Medianer Längsschnitt. *g* Gehirn, *hd* Hauptdarm, *en* Entoderm, *ec* Ectoderm, *sn* Saugnapf, *ph* Pharynx, *pt* Pharyngealtasche, *o* Mund. *B* Dieselbe von der Seite. Die schwarze Linie bezeichnet den Verlauf des praeoralen Wimperringes.

Die Differenzirung des ursprünglich einheitlichen Darmes in Magendarm und Gastrokanäle erfolgt vornehmlich dadurch, dass von der Peripherie des Körpers her Mesodermsepten mehr oder weniger weit nach innen vorwachsen.

Je nachdem der vor oder hinter dem Munde und Pharynx liegende Körpertheil bei den verschiedenen Polycladen stärker wächst, oder beide ziemlich gleichen Schritt halten, kommen diese Theile beim erwachsenen Thier mehr nach hinten oder mehr nach vorn oder mehr gegen die Mitte der Bauchfläche zu liegen.

XIV. Die Lebensgeschichte der Trematoden.

Während aus den befruchteten Eiern der ectoparasitischen oder monogenetischen Trematoden sich direkt wieder Trematoden entwickeln, ohne dass die Jugendstadien auf andere Wohnthiere oder Wirthe angewiesen wären als die erwachsenen, complicirt sich die Entwickelung und die Lebensgeschichte der endoparasitischen oder digenetischen Trematoden in bemerkenswerther Weise. Wir wählen als Beispiel die ziemlich verwickelte Lebensgeschichte des Leberegels, Distoma hepaticum (Fig. 119), welcher in der Leber der Schafe schmarotzt und die Leberfäule hervorruft. Die Eier des Leberegels gelangen aus der Leber des Wirthes durch die Gallengänge in dessen Darm und von da mit den Exkrementen nach aussen. Sie entwickeln sich nur, wenn sie ins Wasser gerathen. Geschieht dies, so entwickelt sich in der Eischale (A) ein bewimperter Embryo, der die Eischale verlässt und frei herumschwimmt (B). Er hat keulenförmige Gestalt; am dickeren Vorderende besitzt er einen Kopfzapfen; dahinter einen x förmigen Augenfleck und unter diesem ein Ganglion, ferner eine Körnermasse, die als rudi-

mentärer Darm gedeutet wird. Auch 2 Wimperzellen des Exkretionssystems sind zu erkennen. Die grösste Masse des Körpers aber wird durch Keimzellen gebildet, die wir als parthenogenetische Eier betrachten, welche die Fähigkeit haben, sich zu entwickeln, ohne dass sie befruchtet werden. Diese Keimzellen theilen (furchen) sich frühzeitig und werden zu Zellenballen.

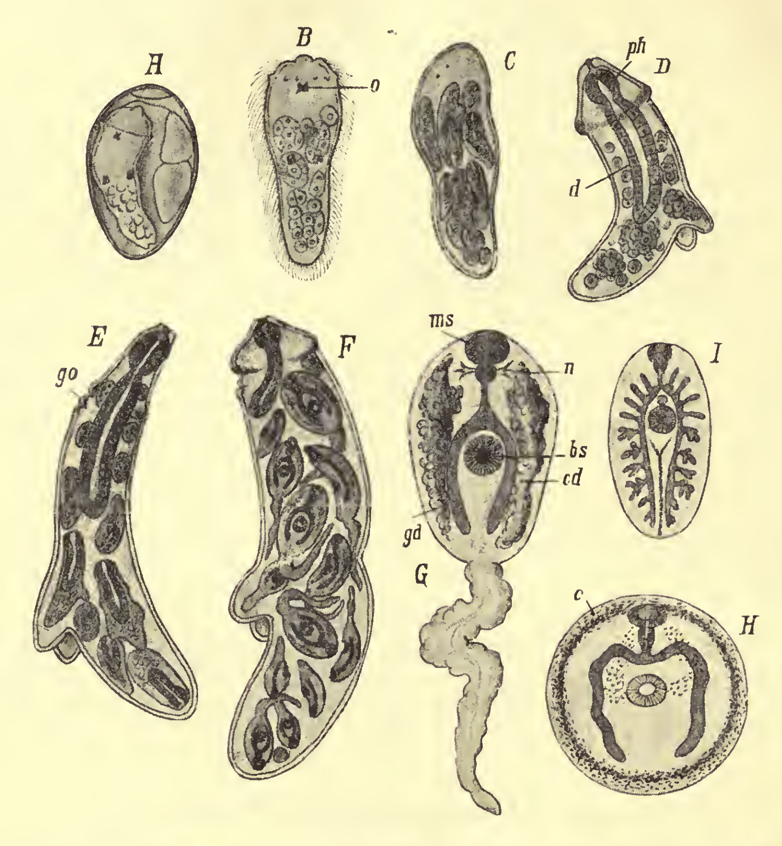


Fig. 119. **Lebensgeschichte von Distoma hepaticum**, nach Leuckart. ***A* Ei mit Embryo. *B* Freischwimmender bewimperter Embryo.** *o* Augenfleck. ***C* Sporocyste. *D*, *E* und *F* Redien.** *ph* Pharynx, *go* Geburtsöffnung, *d* Darm. ***G* Cercarie.** *ms* Mundsaugnapf, *bs* Bauchsaugnapf, *gd* Gabeläste des Darmes, *cd* Drüsen, deren Sekret die Cyste liefert. ***H* Eingekapseltes junges Distoma.** *c* Cyste. ***I* Junges Distoma im Darme des Schafes.**

Die Embryonen müssen eine Wasserschnecke, Limnaeus truncatulus, antreffen und in deren Athemhöhle eindringen, um sich weiter zu entwickeln. Hier verlieren sie das Wimperkleid; die Augen, das Ganglion, die Körnermasse verkümmern. Ihr Leib stellt einen Schlauch dar, welcher in seinem Innern eine gewisse Anzahl von Zellenballen enthält, die sich aus den Keimzellen oder parthenogenetischen Eiern entwickelt haben. Anstatt dass sich also die jungen Thierchen, die man als Sporocysten (C) bezeichnet, weiter zu neuen Distomen entwickeln, bleiben sie nicht nur frühzeitig auf einer niedern Entwickelungsstufe stehen, sondern sie erleiden sogar eine beträchtliche Rückbildung. Es

ist, als ob eine frühzeitige Fortpflanzung die einzige Aufgabe dieser Sporocysten wäre. Die in ihnen enthaltenen Zellballen entwickeln sich in der That wieder zu neuen Keimen, die als Redien (D, E) den Körper der Sporocyste verlassen, welche schliesslich zu Grunde geht und sich also nie zu einem Leberegel entwickelt. Die frei gewordenen Redien, die sich aus den parthenogenetischen Eiern der Sporocysten entwickelt haben, gelangen auf eine höhere Stufe der Ausbildung als ihre Mutter. Sie haben am vordern Körperende eine saugnapfähnliche Bildung, ferner einen Pharynx, ein einfaches Darmrohr und eine Geburtsöffnung, hinten 2 stummelförmige Fortsätze. Auch bei ihnen finden sich zwischen Darm und Leibeswand zahlreiche Keimzellen, die sich früh zu entwickeln, zu furchen beginnen. Die Redien werden in der That ebensowenig wie die Sporocysten zu Leberegeln; sie kriechen zunächst in der Athemhöhle ihres Wirthes, Limnaeus truncatulus, umher und dringen dann in dessen Leber ein. Die in ihnen sich entwickelnden Keime werden wieder zu Redien, die durch die Geburtsöffnung austreten und neben ihren Eltern in der Leber schmarotzen. Auch diese 2. Generation von Redien (F) pflanzt sich parthenogenetisch fort. Aus den Keimen entwickeln sich aber während der wärmern Jahreszeit nicht wieder Redien, sondern Larven, die als Cercarien bezeichnet werden (G). Diese Cercarien zeigen schon den Bau eines jungen Distoma, sie sind flach, haben einen Mund- und Bauchsaugnapf, einen Pharynx und einen gabelspaltigen Darm, ein durch eine Quercommissur verbundenes Doppelganglion vor und über dem Pharynx, die beiden Hauptstämme des Exkretionssystems und ausserdem — dies ist für die Cercarien charakteristisch — einen beweglichen Schwanzanhang. Die Cercarien treten durch die Geburtsöffnung aus dem Körper ihrer Mütter, der Redien, aus, verlassen ihren Wirth, gelangen ins freie Wasser, in welchem sie vermittelst ihres Ruderschwanzes eine Zeit lang umherschwimmen. Sie lassen sich dann auf in Wasser wachsenden Gräsern oder auf Pflanzen überschwemmter Wiesen nieder, verlieren ihren Ruderschwanz und kapseln sich mit Hülfe des Sekretes von 2 mächtigen, in den Seitentheilen des Körpers liegenden Drüsen *cd* ein. In diesem eingekapselten Zustande (H) können sie längere Zeit verharren und auch Trockenheit vertragen. Mit dem Futter gelangen sie gelegentlich in den Darm der Schafe, wo vermuthlich die Kapsel aufgelöst wird und das junge Distoma durch die Gallengänge in die Leber eintritt. Ein solches junges Distoma mit beginnender Verästelung der Darmschenkel ist in Fig. 119 I abgebildet.

In ähnlicher Weise verläuft, soweit sie bekannt ist, die Lebensgeschichte anderer endoparasitischer Trematoden. Häufig jedoch dringt die freischwimmende Cercarie in einen 2. Zwischenwirth ein, in welchem sie sich unter Verlust des Schwanzes einkapselt. Dieser 2. Wirth ist gewöhnlich ein wirbelloses Thier. Die eingekapselte Cercarie gelangt in den Körper des definitiven Wirthes (gewöhnlich ein Wirbelthier) dadurch, dass ihr Wirth von diesem letztern gefressen wird.

Es folgen also bei den endoparasitischen Trematoden mehrere verschiedene Generationen in regelmässiger Weise auf einander. Die sich durch befruchtete Eier fortpflanzende Generation erreicht immer die volle Organisationshöhe der Trematoden; die darauf folgenden sich parthenogenetisch fortpflanzenden Generationen, die in andern Wohnthieren leben, erreichen diese Organisationshöhe nie, sie sind ausserordentlich frühreif und gehen zu Grunde, nachdem sie sich in einem, einem

frühen Embryonalstadium entsprechenden Jugendzustande fortgepflanzt haben. Die verschiedenen Generationen werden als Sporocysten, Redien und Distomagenerationen bezeichnet. Das regelmässige Abwechseln solcher Generationen bezeichnet man als Heterogonie.

XV. Die Lebensgeschichte der Cestoden.

Aus den befruchteten Eiern der Cestoden geht, gewöhnlich während sie noch in ihren Eischalen im Uterus liegen, ein Embryo hervor, den man, da er mit 6 Haken ausgestattet ist, als 6hakigen Embryo bezeichnet. Die Schicksale dieses Embryo, der nur bei Bothriocephalus als ein bewimperter Embryo frei im Wasser herumschwimmt, ist bei den verschiedenen Cestoden recht verschieden. Bei Taenia cucumerina, welche im Darm des Hundes schmarotzt, gelangt derselbe in den Körper der Hundelaus, Trichodectes canis. Er entledigt sich hier der Eischale und gelangt in die Leibeshöhle, wo er sich zu einem kleinen Wurme entwickelt, an dessen einem Ende sich der Kopf mit seinem Rostellum und seinen 4 Saugnäpfen bildet, während am andern Ende der Porus des Exkretionssystems nachgewiesen wurde. Der Kopf ist etwas in den Körper eingesenkt. Der Körper ist mit zahlreichen Kalkkörperchen erfüllt. Wir haben es hier einfach mit einem ungegliederten, noch nicht geschlechtlich entwickelten Jugendzustande des Bandwurmes zu thun, der mit einer jugendlichen Amphilina oder Caryophyllaeus oder Archigetes verglichen werden kann. Indem sich der Hund leckt und reinigt, gelangt der Wirth dieser Jugendform, die wir einfach als Scolex bezeichnen können, gelegentlich in den Darm desselben. Die Laus wird aufgelöst. Der Scolex widersteht der Verdauung, indem seine Kalkkörper die sauren Magensäfte neutralisiren. Er heftet sich an die Darmwand an und fängt nun an durch sogenannte terminale Knospung oder Strobilation die Kette der Proglottiden zu erzeugen, in denen sich die Geschlechtsorgane entwickeln.

In diesem einfachen Falle sehen wir, dass wir es vom Ei bis zum strobilirenden Darmscolex immer mit einer und derselben Person zu thun haben. Der 6hakige Embryo, der Scolex in der Leibeshöhle der Laus, der strobilirende Scolex im Darme des Hundes sind dieselbe Person in verschiedenen Stadien der Entwickelung und an verschiedenen Wohnorten. Wir haben es also mit der Entwickelungsgeschichte eines einzigen Individuums zu thun. Bei den meisten Cestoden erscheint diess in Folge von eigenthümlichen Complicationen in der Entwickelung durchaus nicht so selbstverständlich. Bei einer Reihe von Cestoden, zu denen Taenia solium und saginata gehören, verwandelt sich der 6hakige Embryo in den Geweben des Wirthes in eine bisweilen von einer besondern, den Geweben des Wirthes entstammenden Kapsel oder Cyste umgebene Blase, durch Ansammlung von Flüssigkeit im Innern. Aus der Wand dieser Blase, die man als Finne oder Cysticercus bezeichnet, entsteht im Grunde einer nach innen umgestülpten Hohlknospe ein Bandwurmkopf mit Saugnäpfen, Rostellum u. s w. (Fig. 120). Während die meisten Forscher diesen Vorgang als Knospung betrachten, halten wir ihn einfach für Wachsthum und Differenzirung. Der Kopf mit der Blase ist für uns ein junger geschlechtsloser Cestode, der dem Scolex der Taenia cucumerina in der Leibeshöhle der Laus entspricht, nur dass sich hier der Rumpf des Scolex durch Ansammlung von Flüssigkeit zu einer grossen Blase ausdehnt, bevor sich der Kopf des

Bandwurms mit seinen Saugnäpfen u. s. w. anlegt. Die Entwickelung dieser Blase dürfte als eine specielle Anpassung zum Schutze des Kopfes betrachtet werden. Gelangt ein solcher Cysticercus mit den Geweben seines Wirthes in den Darm eines neuen Wohnthieres, so wird nicht nur die Kapsel, sondern auch die ganze Blase aufgelöst, während der Kopf und die Halsanlage, die sich ausstülpen, vermöge der in ihnen enthaltenen Kalkkörper der Verdauung widerstehen. Mit andern Worten, es verliert der junge, geschlechtslose, ungegliederte Bandwurm den blasenförmig entwickelten Rumpf. Der Scolex setzt sich vermöge der Haftapparate an der Darmwand fest und regenerirt sofort den verlorenen Körpertheil in Form der ersten, in der entwickelten Bandwurmkette letzten und ältesten Proglottis, auf die dann noch neue Glieder folgen.



Fig. 120. **Cysticercus cellulosae. Finne von Taenia solium.** Durch einen Schnitt halbirt. Man sieht den in die Blase eingestülpten Scolex mit den Saugnäpfen und dem Rostellum. Nach LEUCKART.

Die Blase ist bei den Cysticerken der verschiedenen Bandwürmer verschieden stark entwickelt, je nachdem sich viel Flüssigkeit ansammelt. Bald ist sie gross-kuglig, bald ist sie nur als eine kleine Anschwellung am Hinterende des wurmförmigen Cysticercus sichtbar.

Bei einzelnen wenigen Bandwürmern wird die Entwickelung durch das Auftreten eines Generationswechsels complicirt, indem sich die ungegliederte Jugendform des Zwischenwirthes, die Finne, auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospung vermehrt. An der Wand der Finne entsteht nämlich nicht nur eine Kopfanlage, sondern deren mehrere, ja sehr viele. Eine solche Finne wird als Coenurus bezeichnet. Sie kommt bei Taenia coenurus vor. Bei der unter dem Namen Echinococcus bekannten Finne der Taenia echinococcus des Hundes entstehen im blasenförmigen Körper durch Einstülpung der Wand in das Innere zahlreiche Tochter-, ja Enkelblasen, an deren Wand sich mehrere Köpfe bilden.

Es sei hier noch bemerkt, dass frei im Wasser lebende geschlechtslose Scolices beobachtet worden sind.

Der Einfluss der parasitischen Lebensweise auf Bau und Entwickelung der Thiere.

Zum ersten Mal bei den Metazoen treffen wir im Kreise der Plathelminthen die parasitische Lebensweise als eine weit verbreitete Erscheinung. Von den drei diesen Kreis bildenden Klassen bestehen die beiden Klassen der Trematoden und Cestoden aus lauter parasitischen Formen, während die allermeisten Turbellarien freilebend sind. Der Uebergang von der freien zu der parasitischen Lebensweise bringt so tiefgreifende Veränderungen in den Existenzbedingungen mit sich, dass dadurch nothwendigerweise die vorher bestehende Organisation, Entwickelung und Lebensgeschichte der Thiere stark beeinflusst werden muss. Diesen Einfluss können wir überall im Thierreiche, wo in einer natürlich umgrenzten Thiergruppe parasitische

neben freilebenden Formen vorkommen, in übereinstimmender Weise constatiren. Gleichartige Abänderungen in den Existenzbedingungen haben auch gleichartige Abänderungen im Bau nnd Entwickelung zur Folge.

Unter den Parasiten können wir, wenn wir von feineren Nuancirungen in der Lebensweise absehen, 2 Hauptgruppen unterscheiden: 1. die Ectoparasiten, welche an der äussern Oberfläche anderer Thiere schmarotzen, und 2. die Endoparasiten, welche im Darmkanal oder andern inneren Organen schmarotzen. Die Ectoparasiten vermitteln in mancher Beziehung den Uebergang von den nicht parasitischen Thieren zu den Endoparasiten, denn sie haben auch noch Beziehungen zur Aussenwelt beibehalten, welche die letztern völlig aufgegeben haben.

Die parasitische ist mit Bezug auf den Nahrungserwerb die bequemste Lebensweise. Die Schmarotzer ernähren sich auf Kosten der ihnen reichlich zur Verfügung stehenden Säfte oder Gewebe der Wohnthiere. Einmal auf oder in den Körper des Wirthes gelangt, ist es für sie von dem grössten Nutzen, den einmal gewonnenen Platz zu behaupten. Daher die zahlreichen und mannigfaltigen Einrichtungen zum Festhaften des Körpers. Bei den Trematoden und Cestoden finden wir Saugnäpfe, Haken, ausstülpbare, mit Widerhaken besetzte Rüssel und andere Haftapparate.

Viele Parasiten besitzen Saugapparate, um die Säfte des Wirthes zu saugen. Trematoden saugen mit dem Mundsaugnapf und dem Pharynx Schleim an der Oberfläche des Körpers oder Speisebrei im Darm u. s. w.

Die ectoparasitischen Trematoden besitzen einen wohl entwickelten Darmkanal, der oft noch reichlich verästelt ist, bei den endoparasitischen Formen, die schon z. Th. gelösten Speisebrei in sich aufnehmen, ist das Verdauungsgeschäft erleichtert. Der Darm ist bei den endoparasitischen Trematoden auf zwei Gabeläste oder auf einen einfachen Blindsack reducirt; bei der parthenogenetisch sich fortpflanzenden Sporocystengeneration ist er ganz rudimentär geworden. Hier erfolgt die Ernährung einfach durch Diffusion der Säfte des Wirthes durch die äussere Haut des Parasiten. Das Gleiche ist der Fall bei den Cestoden, die den Darmkanal völlig eingebüsst haben. — Wir constatiren also mit der fortschreitenden Accentuirung der parasitischen Lebensweise eine fortschreitende Verkümmerung des Gastrokanalsystems, bis zu dessen vollständigem Schwunde.

Das Vermögen der activen Locomotion ist im allgemeinen den Endoparasiten von sehr geringem Nutzen. Es ist deshalb bei ihnen auch sehr beschränkt und die ihr dienenden Theile, Bewegungsorgane und Muskulatur, sind dem entsprechend mehr oder weniger verkümmert. Viele Ectoparasiten (freilich nicht gerade unter den Plathelminthen) besitzen ein wohl entwickeltes Locomotionsvermögen, das für sie auch vornehmlich zum Zwecke der Infektion neuer Wirthe von grossem Nutzen ist (man denke an den Floh). Manche dieser Thiere vermögen in der That wenigstens zeitweise ein freies Leben zu führen. Bei ihnen ist deshalb gewöhnlich das Locomotionssystem und seine Muskulatur weniger rückgebildet als bei den Endoparasiten.

Bei der sehr beschränkten Locomotion der Endoparasiten ist für sie auch, wenigstens während der Dauer ihres Parasitismus, die Orientirung durch besondere Sinnesorgane unnöthig. Schon die ectoparasitischen Trematoden sind viel spärlicher mit Sinnesorganen ausgestattet als die freilebenden Plathelminthen. Sie besitzen wenigstens noch, wenn auch sehr einfache, Augen. Die endoparasitischen Trematoden haben auch diese Sinnesorgane eingebüsst, welche letztern nur vorübergehend bei freibeweglichen Jugendstadien: den

bewimperten Larven und den Cercarien auftreten. Den Cestoden fehlen besondere Sinnesorgane gänzlich.

Der Grad der Ausbildung des Nervensystems hängt ab: 1. von dem Grade der Ausbildung der Muskulatur und 2. von dem Grade der Entwickelung der Sinnesorgane. Wir begreifen deshalb, weshalb bei den parasitischen Plathelminthen sich das Nervensystem von den ectoparasitischen Trematoden zu den endoparasitischen und schliesslich zu den Cestoden in mancher Beziehung, besonders was den sensiblen Theil desselben betrifft, sehr stark vereinfacht. Entsprechend der starken Ausbildung der Muskulatur der Haftapparate ist das mit ihr in Zusammenhang stehende Nervensystem mehr oder weniger kräftig ausgebildet. Man vergleiche die starke Entwickelung des Nervensystems im Kopfe der Cestoden mit der starken Reduction desselben in den Gliedern.

Die Parasiten scheinen ein sehr wenig entwickeltes Respirationsbedürfniss zu haben. Die Verhältnisse in andern Abtheilungen des Thierreichs lehren, dass die Respirationsorgane besonders bei Endoparasiten sehr häufig rückgebildet sind. Den parasitischen Plathelminthen fehlt das Wimperkleid.

Das Exkretionssystem ist bei den Parasiten unter den Plathelminthen mindestens ebenso kräftig entwickelt, wie bei den freilebenden Plattwürmern.

Auch die Geschlechsorgane sind bei den erstern mindestens ebenso stark, ja noch stärker entwickelt, als bei den letztern. Reife Distomeen oder reife Cestodenglieder bestehen fast ausschliesslich aus dem Geschlechtsapparat und den Geschlechtsprodukten. Davon sprechen wir noch gleich nachher.

Wir sehen also, dass mit zunehmender Accentuirung der parasitischen Lebensweise eine Verkümmerung der Sinnesorgane, des Nervensystems, eines besonderen Verdauungssystems, der Bewegungsorgane und auch der Respirationsorgane gleichen Schritt hält, also eine Degeneration aller Organe mit Ausnahme der Geschlechts- und Exkretionsorgane und der Haft- und Saugapparate.

Nicht minder auffallend ist der Einfluss der parasitischen Lebensweise auf die Entwickelung, überhaupt auf die gesammte Lebensgeschichte der Parasiten.

Würde ein Schmarotzer zeitlebens und in allen Entwickelungsstadien an oder in einem und demselben Wirthe parasitisch leben, so würde er mit dem Tode des letztern ebenfalls zu Grunde gehen und die Art, zu der er gehört, würde bald zu Grunde gehen. Es muss also in irgend einer Weise für die Infektion neuer Wohnthiere Sorge getragen sein. In einfachster Weise geschieht diese Infektion bei den meisten Ectoparasiten. Von diesen haben viele während ihrer Jugendzeit die freie Lebensweise beibehalten, so dass sie ihre Wirthe selbst aufsuchen können. Andere haben sich überhaupt das Vermögen freier Locomotion bewahrt und erinnern in ihrer Lebensweise noch sehr an einfach räuberische Thiere. Bei den ectoparasitischen Trematoden weiss man sehr wenig über die Art und Weise der Infektion neuer Wirthe, man weiss aber — und das ist sehr wichtig — dass ihre Entwickelung direkt und ohne Zwischenwirthe, die zu anderen Thiergruppen als das definitive Wohnthier gehören, verläuft. Bei den Endoparasiten ist die Lebensgeschichte, wie wir gesehen haben, complicirter. Aber auch hier dürften ursprünglich freilebende und sich bewegende Jugendformen für die Ausbreitung der Individuen, die Infektion neuer Wirthe, somit für die Erhaltung der Art gesorgt haben. Die Beobachtung freier Scolices legt die Vermuthung nahe, dass sich ursprünglich aus dem befruchteten Ei eine freilebende Jugendform, ein Scolex entwickelte, der in irgend einer Weise wieder in den Körper des definitiven Wirthes gelangte. Die meisten Parasiten sind Specialisten, d. h. sie ge-

deihen nur im Körper einiger oder weniger ganz bestimmter Thierarten. Von ihren Eiern oder Jugendformen aber gelangen gewiss durchschnittlich nur sehr wenige in den Körper der wahren Wirthe, viele gehen zu Grunde, ohne überhaupt einen Wirth zu erreichen, manche gelangen an den unrechten Ort, sie „verirren“ sich in den Körper anderer als der gewöhnlichen Wirthe und gehen hier zu Grunde, oder können sich hier einige Zeit erhalten, auch, wie die Erfahrung lehrt, etwas weiter entwickeln, zur vollen Ausbildung aber gelangen sie nicht oder sehr selten. Dies wirft vielleicht Licht auf den Ursprung der Entwickelung vermittels sogenannter Zwischenwirthe. Die Fleischfresser verzehren bestimmte Thiere als Lieblingsnahrung; diese letzteren sind selbst wieder Fleischfresser oder sie sind Pflanzenfresser. Gelangten die Eier oder Jungen eines Parasiten zufällig in den Körper eines Thieres, welches die Lieblingsnahrung ihres definitiven Wirthes ist, und konnten sie sich hier kürzere oder längere Zeit am Leben erhalten, so wurde die Wahrscheinlichkeit viel grösser, dass sie mit dem Körper ihres neuen (Zwischen-)Wirthes in den Darm des definitiven Wirthes gelangten. Eine solche oder ähnliche vortheilhafte Art der Einschmuggelung in den Körper des definitiven Wirthes konnte sich als die für die Erhaltung der Art vortheilhafteste immer mehr einbürgern und schliesslich zur normalen Infektionsweise werden.

In der systematischen Uebersicht sind für mehrere Trematoden und Cestoden ausser den definitiven Wirthen auch die Zwischenwirthe angegeben. Man wird, besonders bei den Cestoden, leicht die biologischen Beziehungen zwischen Wirth und Zwischenwirth erkennen.

Bisweilen kommt nicht nur ein, sondern 2 Zwischenwirthe im normalen Lebenslaufe vor. Oft vermitteln freilebende Jugendformen, wie z. B. die bewimperten Larven bei den Trematoden, die Uebertragung der Parasiten vom Wirth auf den Zwischenwirth oder, wie die Cercarien, vom Zwischenwirth auf den Wirth.

Bei den Cestoden konnte durch die passive Wanderung der verschiedenen Stadien der Parasiten von Wirth zu Wirth der Parasitismus so weit gedeihen, dass die Thiere zu keiner Zeit ihres Lebens mehr eine freie Lebensweise führen. Der degenerirende Einfluss der parasitischen Lebensweise hat sich denn hier auch auf allen Entwickelungsstadien geltend gemacht.

Wie raffinirt nun auch die Schliche zur Infektion neuer Wohnthiere sein mögen, so hängt der Erfolg derselben doch immer in ausserordentlich hohem Maasse vom Zufall ab. Es ist ein Zufall, wenn das Ei oder der Embryo von Dist. hepaticum in das Wasser gelangt; ein Zufall, wenn er einen Limnaeus truncatulus antrifft; ein Zufall, wenn die eingekapselte Cercarie mit der Pflanze, auf der sie liegt, von einem Schafe gefressen wird. Tausende und aber Tausende von Eiern verfehlen so ihr Ziel. Es ist deshalb bei den Parasiten noch in anderer Weise für die Erhaltung der Art gesorgt, nämlich durch ihre ausserordentliche Fruchtbarkeit und durch das hoch entwickelte Vermögen der Fortpflanzung. Dies Vermögen wird ihnen wegen der denkbar günstigsten Existenzbedingungen, in denen sie sich befinden, sehr leicht. Ein Distoma, ja eine einzige Proglottis einer Taenia vermag Tausende, Hunderttausende von Eiern und Embryonen zu erzeugen. Und wenn von allen diesen Eiern durchschnittlich nur 1 oder 2 zum Ziele gelangen, so ist für die Erhaltung der Art gesorgt. Der geschlechtlichen Vermehrung durch befruchtete Eier kommt noch die Vermehrung durch Knospung zu Hülfe (bei den gegliederten Bandwürmern und bei den unter den Namen Echinococcus und Coenurus bekannten Jugendformen).

Wenn auch bei den Trematoden die in den sogenannten Zwischenwirthen lebenden Generationen nicht in so günstigen Verhältnissen leben, dass sie zu erwachsenen Trematoden mit ausgebildeten männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen sich entwickeln können, so haben sie doch trotz ihres verkümmerten Zustandes die Fähigkeit erworben, frühreif eine Art Eier, die Keimzellen, zu produciren, die sich von der Befruchtung dispensiren und trotzdem entwickeln (parthenogenetische Fortpflanzung der Sporocysten und Redien).

Wenn wir den degenerirten Zustand der Sporocysten betrachten, so erscheint die Vermuthung nicht unbegründet, dass die Dicyemiden und Orthonectiden (vergl. p. 58) die mit diesen Sporocysten grosse Aehnlichkeit haben, degenerirte Trematoden sind, aus deren Lebensgeschichte die Distoma entsprechende typische Trematodengeneration vollständig verschwunden ist.

Strobilation und Segmentation.

Wir haben gesehen, dass der Körper der meisten Cestoden gegliedert ist, und wir haben diese Gliederung als das Resultat einer axialen Knospung oder Strobilation bezeichnet. Der ganze gegliederte Körper ist also ein Thierstock. Bei einzelnen Turbellarien, vornehmlich bei Gunda, kommt auch eine Gliederung zu Stande, aber in ganz anderer Weise, durch regelmässige Anordnung der bei den Polycladen und Tricladen in der Mehrzahl vorhandenen Organe, die sich meist paarweise von vorn nach hinten wiederholen. Es wiederholen sich in regelmässigen Abständen: die Quercommissuren des Nervensystems (Strickleiternervensystem), die männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen, die seitlichen Darmäste, die dazwischen liegenden Dissepimente und die Ausmündungen des Wassergefässsystems. Ein solcher segmentirter Körper entspricht einer einfachen Plathelminthen-Person, nicht einem Plathelminthenstock; er entsteht nicht durch Knospung. Strobilation und Segmentation sind also scharf auseinanderzuhalten.

Litteratur.

L. v. Graff. *Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelidea. Leipzig* 1882.

Arnold Lang. *Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel XI). Leipzig* 1884.

Is. Ijima. *Ueber Bau und Entwickelung der Süsswasserplanarien (Tricladen). Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 1885.

R. Leuckart. *Die Parasiten des Menschen. 2. Auflage. Noch nicht vollendet.*

Zahlreiche Abhandlungen und Werke von Sieboldt, Leuckart, Pagenstecher, Ercolani, Vogt, M. Schultze, O. Schmidt, Quatrefages, Hallez, v. Graff, Selenka, Götte, Wagener, v. Beneden, Zeller, Braun, v. Kennel, Schauinsland, Thomas, Sommer, Landois, Pintner, Küchenmeister, Fraipont, Lang u. s. w.

IV. KAPITEL.

Von der Organisation und Enwickelung der Würmer (Vermes).

Der Kreis der Würmer ist auch nach Ausschluss der Plathelminthen, die bisher mit ihnen vereinigt worden sind, noch keine natürliche, wohl umgrenzte Abtheilung des Thierreiches, sondern stellt nach wie vor eine Rumpelkammer dar, in welcher man alle diejenigen Gruppen zusammenstellt, die man nicht anderswo unterbringen kann. Es ist deshalb schwer, den Kreis der Würmer anders als durch negative Merkmale zu charakterisiren. Alle Würmer sind bilateral-symmetrische Thiere, im Einzelnen aber von der verschiedenartigsten Gestalt. Sie erheben sich über die Coelenteraten und Plathelminthen durch den Besitz eines Afters und eines Blutgefässsystems, das physiologisch eine der Funktionen des Gastrokanalsystems der Coelenteraten und Plathelminthen übernimmt. Wo ein After und ein Blutgefässsystem fehlt, ist dasselbe vielleicht sekundär rückgebildet. Der Mund liegt am vordersten Körperende, ursprünglich immer auf der Bauchseite. Eine Leibeshöhle fehlt entweder oder ist in sehr verschiedenem Grade ausgebildet. Unter dem äusseren Körperepithel befindet sich bei allen unbeschalten Formen eine meist kräftige Muskelschicht (Hautmuskelschlauch). Das Nervensystem ist in sehr verschiedener Weise ausgebildet. Konstant ist nur das Vorkommen eines über dem Schlunde gelagerten Nervencentrums (Gehirn, oberes Schlundganglion). Meist kommt noch ein den Schlund umfassender Nervenring, der Schlundring, dazu, von dem Längsstämme in verschiedener Zahl, Lage und Anordnung nach hinten verlaufen. Alle diese Theile, Gehirn, Schlundring und Längsstämme gehören zum centralen Nervensystem. Exkretionsorgane (Nephridien) kommen bei allen Abtheilungen vor, zeigen aber ein äusserst verschiedenes Verhalten. Oft übernehmen sie die Funktion der Ausleitung der Geschlechtsprodukte nach aussen. Gegliederte Körperanhänge (Extremitäten) fehlen ebenso durchgängig, als ein gesondertes, muskulöses, auf der Bauchseite gelegenes Bewegungsorgan (Fuss). Ein streng localisirtes Centralorgan des Blutgefässsystems (Herz) ist nur bei Brachiopoden beobachtet worden.

IV. Kreis oder Stamm des Thierreichs.

Vermes. Würmer.

Systematische Uebersicht.

I. Klasse. Nemertini (Rhynchocoela). Schnurwürmer.

Körper bewimpert, äusserlich umgegliedert, langgestreckt, meist dorsoventral etwas abgeplattet. Ohne deutliche Leibeshöhle, Darm gerade, meist mit seitlichen Aussackungen, After am hintern Leibesende. Ueber dem Darm ein gewöhnlich vor und über dem Munde ausmündender Rüsselapparat. Das centrale Nervensystem besteht aus einem zwischen Rüssel und Schlund liegenden Gehirn und zwei seitlichen Längsstämmen. Blutgefäss- und Exkretionssystem vorhanden. Geschlechter getrennt. Durch regelmässige Wiederholung innerer Organe (seitliche Darmdivertikel, Ringcommissuren der Längsnerven, Geschlechtsdrüsen) kommt häufig eine Art innerer Segmentation (Pseudometamerie) zu Stande. Leben fast ausschliesslich im Meere.

I. Ordnung. Palaeonemertini.

Kopf ohne tiefe seitliche Längsfurchen. Rüssel ohne Stacheln. Mund hinter dem Gehirn. Carinella, Polia.

II. Ordnung. Schizonemertini.

Jederseits am Kopfe eine tiefe Längsspalte. Rüssel ohne Stacheln. Mund hinter dem Gehirn. Lineus, Borlasia, Cerebratulus, Langia.

III. Ordnung. Hoplonemertini.

Kopf ohne tiefe seitliche Längsfurchen. Rüssel mit einem oder mehreren Stacheln bewaffnet. Mund meist vor dem Gehirn. Amphiporus, Drepanophorus, Tetrastemma. Nemertes.

IV. Ordnung. Malacobdellini.

Kopf ohne seitliche Längsfurchen. Rüssel ohne Stacheln. Eine Saugscheibe am hintern Körperende. Malacobdella. Parasitisch in Meeresmuscheln.

II. Klasse. Nemathelmia. Rundwürmer.

Körper drehrund, spindel- oder fadenförmig, ungegliedert, mit einer dicken Cuticula bedeckt. Leibeshöhle gewöhnlich geräumig. Darm gerade oder fehlend. After am hintern Körperende. Kein demjenigen anderer Würmer vergleichbares Blutgefäss- und Exkretionssystem. Geschlechter gewöhnlich getrennt. Nervensystem: ein Schlundring, ein medio-dorsaler und medio-ventraler Längsstamm. Eine innere Metamerie fehlt, nur die Ringcommissuren der Längsnerven können sich bei Nematoden ziemlich regelmässig wiederholen. Leben meist parasitisch.

I. Ordnung. Nematodes.

Mit Darmkanal, ohne Rüssel. Familie Enoplidae meist frei im Meere, seltener im süssen Wasser oder auf der Erde lebende Nematoden

ohne Schlundkopf, häufig mit Augen. Familie Anguillulidae. Kleine, theils parasitisch, theils frei lebende Thierchen mit doppeltem Schlundkopf, ohne Augen. Tylenchus scandens, Weizenälchen, in Weizenkörnern. Anguillula aceti, in Kleister, gährendem Essig u. s. w. Rhabditis nigrovenosa. In feuchter, schlammiger Erde. Getrennt geschlechtlich. Die Weibchen sind lebendig gebärend und erzeugen nur sehr wenige (höchstens 4 Junge), welche nach dem Ausschlüpfen in die Lunge von Fröschen und Kröten einwandern und sich dort zu reifen, aber hermaphroditischen Thieren (Ascaris nigrovenosa) entwickeln, aus deren befruchteten Eiern wieder die frei lebende Rhabditisgeneration hervorgeht. Die Lebensgeschichte ist also mit einer Art Heterogonie verknüpft. — Sphaerularia bombi. Die Rhabditis ähnliche Jugendform lebt in der Erde. Die befruchteten Weibchen wandern in Hummelweibchen ein, wo sie in der Leibeshöhle oder am Darm schmarotzen. Der mit Embryonen erfüllte Uterus fängt frühzeitig an, sich bruchsackartig aus der Genitalöffnung auszustülpen, und wird zu einem grossen Schlauche, an welchem der Wurmkörper schliesslich nur ein kleines, unbedeutendes Anhängsel bildet. Mermithidae. Ohne After. Die Jungen schmarotzen in der Leibeshöhle von Insekten, sie wandern in feuchte Erde aus, wo sie geschlechtsreif werden und sich fortpflanzen. Mermis nigrescens. Filariidae. Filaria medinensis. Medinawurm. Kann bei einer Dicke von 0,5 — 2 mm fast einen Meter lang werden; in heissen Gegenden der alten Welt. Im Unterhautbindegewebe des Menschen. Die Jungen in kleinen Krebsen (Cyclopiden).

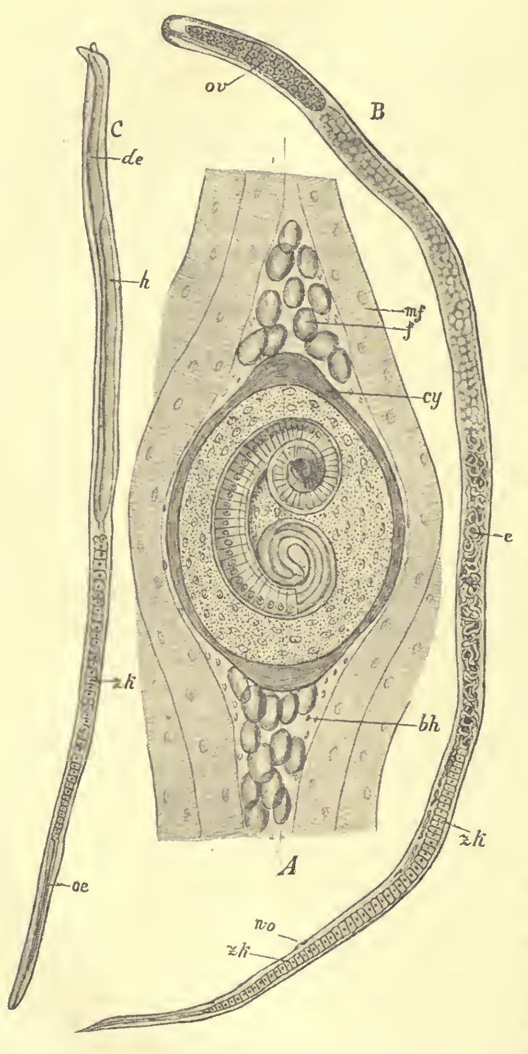


Fig. 121. **Trichina spiralis** (nach Claus). *A* **Eingekapselte Muskeltrichine.** *mf* Unveränderte Muskelfaser, *f* Fettkugeln, *cy* Cyste, *bh* bindegewebige Hülle. *B* **Weibliche Darmtrichine.** *ov* Ovarium, *e* Embryonen, *zk* Zellkörper (auf den Oesophagus folgender Darmabschnitt), *wo* weibliche Oeffnung. *C* **Männliche Darmtrichine.** *oe* Oesophagus, *zk* Zellkörper, *h* Hode, *de* Ductus ejaculatorius.

Trichotrachelidae. Trichocephalus dispar, Peitschenwurm, mit angeschwollenem Hinterleib. Im Blinddarm des Menschen. **Trichina spiralis**, Trichine (Fig. 121). Lebt geschlechtsreif als sogenannte Darmtrichine im Dünndarm des Menschen und vieler Säugethiere, ist lebendig gebärend, das Weibchen (B) ca. 3 mm, das Männchen (C) halb so lang. Die Jungen bohren sich in die Darmwand ein, gelangen von hier durch die Leibeshöhle oder mit dem Blut in den Gefässen in die Muskulatur, dringen in die Muskelfasern ein, wo sie sich mit einer später verkalkenden Cyste oder Kapsel umgeben (A). Eingekapselte Muskeltrichinen. Trichinenkrankheit. Der Mensch inficirt sich durch Genuss trichinösen ungekochten oder ungenügend gekochten Schweinefleisches. Die Schweine sind als Omnivoren leicht der Infektion ausgesetzt. Hauptträger der Trichinen sind aber vornehmlich die Ratten, welche gelegentlich die Leichen von Thieren der eigenen Art auffressen und so den Bestand der Parasiten sichern.

Strongyliden. Dochmius (Anchylostoma) duodenalis, mit kräftiger, mit Zähnen bewaffneter Mundkapsel. Weibchen bis 2 cm, Männchen halb so lang. Im Dünndarm des Menschen. (Egypten, Brasilien, Indien, Antillen, Schweiz, Italien, Belgien.) Vorzugsweise bei Gruben-, Bergwerks-, Tunnelarbeitern. Erzeugt die sogenannte Bergwerkeranämie. Eustrongylus gigas. Weibchen 30—100 cm lang. Im Nierenbecken des Hundes und anderer Säugethiere. Ascaridae. Ascaris lumbricoides. Spulwurm. Männchen bis 25 cm, Weibchen bis 40 cm lang. Im Dünndarm des Menschen. Oxyuris vermicularis. Weibchen bis 1 cm, Männchen halb so lang. Im Dickdarm des Menschen, besonders häufig bei Kindern. —

Unter den Nematoden nehmen die **Gordiiden** wegen besonderer, im anatomischen Theil zu besprechender Verhältnisse der innern Organisation eine ganz isolirte Stelle ein. Der Mund ist beim erwachsenen Thier verschlossen, der Darm zum Theil degenerirt. Gordius aquaticus. Im erwachsenen geschlechtsreifen Zustand frei im süssen Wasser. Die Embryonen wandern in Insektenlarven ein, wo sie sich einkapseln. Wenn diese Larven von im Wasser lebenden Raubinsekten gefressen werden, so entwickeln sich die Embryonen in der Leibeshöhle dieser neuen Wirthe weiter, um bei herannahender Geschlechtsreife in das Wasser auszuwandern. 30—90 cm lang, 1 mm dick.

II. Ordnung. Acanthocephali. Kratzer (Fig. 173, p. 260).

Mund und Darm fehlen. Am Vorderende ein vorstülpbarer hakentragender Rüssel. Lauter Schmarotzer. Echinorhynchus. E. gigas. Im Dünndarme der Schweine. Larve in Engerlingen.

III. Klasse. Annulata. Glieder- oder Ringelwürmer.

Körper gestreckt, drehrund oder dorsoventral mehr oder weniger abgeplattet. Haut weich oder mit einer mehr oder weniger harten und derben chitinartigen Cuticula. Die Metamerie oder Segmentirung des Körpers ist in den innern Organen, meist aber auch äusserlich ausgeprägt. Die Leibeshöhle mit Ausnahme der Hirudineen und Myzostomeen wohl entwickelt. Das Blutgefässsystem gewöhnlich gut ausgebildet, selten ganz reducirt. Der Darmkanal verläuft meist geradlinig vom Munde bis zum terminalen After. Das Nervensystem besteht aus Gehirn, Schlundring und meist deutlich segmentirter Bauchganglienkette. Das Exkretionssystem (bei den Myzostomen fehlend) besteht aus segmental angeordneten, paarigen Nephridien. Häufig übernehmen Nephridien die Funktion der Ausleitung der Geschlechtsprodukte.

I. Ordnung. Hirudinei = Discophori. Blutegel.

Körper äusserlich geringelt (Fig. 155, p. 233). Eine bestimmte Anzahl aufeinanderfolgender Ringel entspricht einem innern Segment. In der Umgebung des Mundes ein Mundsaugnapf, am hintern Körperende unter dem After ein Bauchsaugnapf. Haut weich. Borsten fehlen. Darm meist mit paarigen Seitentaschen. Leibeshöhle reducirt mit dem wohl entwickelten Blutgefässsystem communicirend. Zahlreiche segmental angeordnete Nephridienpaare (Schleifenkanäle), die nicht zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte verwendet werden. Hermaphroditen. Hoden in mehreren, segmental angeordneten Paaren, mit bosonderen Leitungswegen, die mit einer äussern Geschlechtsöffnung ausmünden. Ein Paar Eierstöcke, vor den Hoden gelegen; weibliche Oeffnung hinter der männlichen, beide im vordern Körpertheil. Parasiten oder Räuber; im süssen Wasser, im Meere und auf dem Lande.

1. Unterordnung. Rhynchobdelliden. Rüsselegel.

Mit cylindrischem, frei in der Pharyngealtasche liegendem, röhrenförmigem Pharynx, der aus der Mundöffnung vorgestreckt werden kann. Clepsine, Pontobdella, Branchellion (mit kiemenartigen Anhängen auf dem Rücken). Letztere beiden im Meere, auf Selachiern.

2. Unterordnung. Gnathobdelliden. Kieferegel.

Der Pharynx ist eine muskulöse Verdickung der Schlundwand, die gegen das Lumen in Form von 3 bisweilen bezahnten Platten oder Leisten vorspringt.

Hirudo medicinalis, der gewöhnliche Blutegel. Haemopis. Aulastomum, Pferdeegel. Nephelis. Einzelne Hirudiniden leben auf dem Lande. Die übrigen Gnathobdelliden sind Süsswasserformen.

II. Ordnung. Chaetopoda. Borstenwürmer.

Der innern Gliederung entspricht meist eine äussere Gliederung des Körpers. In besonderen segmental angeordneten Drüsensäckchen der äussern Haut (Borstendrüsen) entstehen frei über die Haut vorragende Borsten. Leibeshöhle wohl entwickelt, vom Blutgefässsystem getrennt. Die Geschlechtsprodukte entwickeln sich in besonderen Bezirken des epithelialen Ueberzuges (Endothelium) der Leibeshöhle, fallen meist frühzeitig in die Leibeshöhle und werden von hier durch mehr oder weniger stark modificirte Nephridien (vasa deferentia, Ovidukte, Genitalschläuche, Segmentalorgane) nach aussen entleert. Die folgende Eintheilung ist eine künstliche und wurde nur aus praktischen Gründen beibehalten.

1. Unterordnung. Oligochaeta.

Die Borstendrüsen münden nicht auf besonderen fussstummelartigen Fortsätzen des Körpers, wie denn überhaupt äussere Anhänge (Fühler, Fühlercirren, Cirren, Kiemen u. s. w.) fehlen. Zwitter. Direkte Entwickelung. Im süssen Wasser und in der Erde. Fam. Aphanoneura. Acolosoma. Fam. Naidomorpha. Nais, Dero, Stylaria. Fam. Chaetogastridae. Chaetogaster. Fam. Discodrilidae. Hinteres Körperende zu einem Saugnapf umgebildet. Parasitisch auf Krebsen. Branchiobdella. Fam. Enchytraeidae. Pachydrilus, Enchytraeus, Anachaeta. Fam. Tubificidae. Tubifex, Psammoryctes, Clitellio, Limnodrilus. Fam. Phreoryctidae. Phreoryctes. Fam. Lumbriculidae. Lumbriculus, Rhynchelmis,

Stylodrilus. Fam. Criodrilidae. Criodrilus. Fam. Lumbricidae. Allurus, Dendrobaena, Allolobophora, Lumbricus (Regenwurm). Hieran sich anschliessend Urochaeta, Eudrilus, Acanthodrilus, Perichaeta, Pleurochaeta, Moniligaster.

Eine unsichere Stelle innerhalb der Chaetopoden nehmen die sogenannten Archianneliden (Polygordius, Protodrilus, Ctenodrilus, Histriobdella) und Saccocirrus ein, Formen, deren Organisation sich durch einfache, embryonale Beschaffenheit auszeichnet.

Zwischen Oligochaeten und Polychaeten stehen die Familien der Capitelliden, (Capitella, Notomastus, Dasybranchus) und Opheliaceen (Ophelia, Travisia, Polyophthalmus). Den erstern fehlen die Blutgefässe. Bei beiden sind die Parapodien stark reducirt. Kiemen können fehlen oder vorhanden sein. Kopf nicht deutlich gesondert.

2. Unterordnung. Polychaeta.

Die Borsten sitzen in verschieden stark entwickelten, segmental angeordneten Wülsten, Höckern oder Fussstummeln (Parapodien). Am Kopfe Fühler und Fühlercirren, an den Rumpfsegmenten Cirren, Kiemen oder andere Anhänge, die gewöhnlich auf den Parapodien stehen. Meist getrenntgeschlechtlich. Entwickelung mit Metamorphose. Marine Formen.

A. Sedentaria = Capitibranchiata. Röhrenwürmer. Pharynx (Rüssel) meist nicht vorstülpbar, ohne Kiefer. Augen fehlend oder klein, aber in grosser Anzahl am Kopfe. Parapodien schwach entwickelt, die obern mit Haarborsten, die untern sind Querwülste mit Hakenborsten. Kiemen meist auf die vordern Segmente oder auf den Kopf beschränkt. Leben in verschiedenartigen Wohnröhren. Fam. Cirratulidae. Cirratulus. Fam. Arenicolidae. Arenicola. Fam. Spionidae. Spio. Fam. Ariciidae. Aricia. Fam. Chloraemidae. Siphonostoma. Fam. Terebellidae. Lanice (Terebella), Polymnia, Amphitrite. Fam. Serpulidae. Serpula, Sabella, Spirographis, Myxicola, Protula. Fam. Hermellidae, Sabellaria (Fig. 147, p. 220). Fam. Sternaspidae, Sternaspis.

B. Errantia = Dorsobranchiata. Raubanneliden. Pharynx vorstülpbar, meist mit Kiefern; Kopf deutlich, meist mit wenigen, aber grösseren Augen. Parapodien wohl entwickelt. Kiemen gewöhnlich an den dorsalen Parapodien. Freischwimmende oder kriechende Thiere, von denen manche sich wenigstens zeitweise in selbst angefertigten Röhren aufhalten. Fam. Aphroditeae. Aphrodite, Hermione, Polynoe. Fam. Amphinomidae. Amphinome, Euphrosyne, Notopygos. Fam. Eunicidae. Diopatra, Eunice (Fig. 124, p. 188), Halla. Fam. Nereidae. Nereis, Nephthys. Fam. Glyceridae. Glycera. Fam. Syllidae. Haplosyllis, Syllis, Exogone, Autolytus, Myrianida. Fam. Hesionidae. Hesione. Fam. Phyllodocidae. Phyllodoce. Fam. Alciopidae. Alciope, Asterope. Fam. Tomopteridae. Tomopteris.

3. Unterordnung. Echiuridae.

Körper schlauchförmig, im erwachsenen Zustande ungegliedert oder ganz undeutlich gegliedert, ohne Parapodien, ohne Cirren, ohne Kiemen. Vorn auf der Bauchseite 2 Hakenborsten. In den Endtheil des vielfach gewundenen Darmes münden 2 Analdrüsen, die als Exkretionsorgane betrachtet werden. Ausserdem kommen 2 oder 3 Paar Nephridien oder nur

ein Nephridium vor. Vorderende des Körpers über dem Munde in einen langen, verschieden gestalteten, beweglichen Kopflappen mit ventraler Furche verlängert. Mit Blutgefässsystem. Getrennt-geschlechtlich. Entwickelung mit Metamorphose. Meeresthiere mit verborgener Lebensweise. Echiurus (Fig. 148, p. 223, Thalassema, Bonellia. Die winzig kleinen, „turbellarienähnlichen", bewimperten Männchen der letzten Gattung leben parasitisch in den Weibchen.

III. Ordnung. Myzostomida.

Körper platt, scheibenförmig, äusserlich ungegliedert. Körperrand mit Cirren oder Wärzchen. Auf der Bauchseite in 2 Längsreihen 5 Paar Fussstummel mit Haken und Stützstab. Ausserhalb der Fussstummel jederseits 4 Sauggruben. Pharynx wie bei den Rhynchobdelliden unter den Hirudineen. Darm mit verzweigten Seitenästen. Leibeshöhle reducirt. Circulations-, Exkretions- und Athmungsorgane fehlen. Das Nervensystem besteht aus dem Schlundring und zu einer ventralen Ganglienmasse verschmolzenem Bauchmark. Das Gehirn ist reducirt. Hermaphroditen. Die Ovidukte münden mit dem Darm zusammen in eine Kloake. Die Samenleiter münden mit 2 getrennten Oeffnungen auf der Bauchseite. Neben hermaphroditischen Individuen kommen bei gewissen Arten noch kleinere Männchen vor (complementalmales). Parasitisch auf Crinoiden. Myzostoma (Fig. 176, p. 264).

IV. Klasse. **Prosopygii.**

Körper nackt oder beschalt, von sehr verschiedener Gestalt. Um den Mund ein Kranz von bewimperten Tentakeln oder Fiederchen, die sich häufig auf einem gemeinsamen hufeisenförmigen Tentakelträger (Lophophor) inseriren, der selbst wieder jederseits armartig ausgezogen sein kann. Ohne Fussstummel und meist ohne Borsten. Der After ist fast überall weit nach vorn gerückt. Der Darm verläuft nach hinten, um unter Bildung einer Schlinge nach vorn umzubiegen. Körper nicht oder ganz undeutlich segmentirt. Blutgefässsystem fehlt oder ist in verschiedenem Grade entwickelt. Zahl der Nephridien reducirt (höchstens 2 Paare). Sie dienen bisweilen als Leitungswege der Geschlechtsprodukte und münden vorn nicht weit vom After. Geschlechter getrennnt. Nur Phoronis ist hermaphroditisch. Leben im Meere, nur wenige Formen im süssen Wasser.

I. Ordnung. Sipunculacea.

Körper verlängert, schlauchförmig, nackt. Der vordere, meist verdünnte Körpertheil kann als Rüssel durch besondere Retractoren in den grössern und längern hintern (Rumpf) eingestülpt werden. Leibeshöhle sehr geräumig. Blutgefässsystem (?) stark reducirt oder fehlend. Das Centralnervensystem besteht aus Gehirn, Schlundring und medianem ventralen Längsstamm. Eine Segmentirung ist vielleicht durch regelmässig sich wiederholende Nervenringe angedeutet. Leben im Schlamm oder in Schlupfwinkeln im Meere.

1. Unterordnung. Sipunculidae.

After dorsal, vorn an der Grenze zwischen Rüssel und Rumpf. Mund von Tentakeln umstellt. Gewöhnlich 2 typische Nephridien, in der Nähe des Afters ausmündend, auch als Ausführungsgänge der Geschlechtsprodukte dienend. Das Gefässsystem besteht vorwiegend aus 2 den Vorderdarm begleitenden Tentakelgefässen. Sipunculus (Fig. 138, p. 206). Phascolosoma.

2. Unterordnung. Priapuliden.

After dorsalwärts am Hinterende. Keine Tentakel um den Mund. Kein Blutgefässsystem. Keine Nephridien. 2 Analdrüsen, die in unmittelbarer Nähe des Afters ausmünden und in der Jugend als Exkretionsorgane, im Alter als Geschlechtsorgane fungiren. Priapulus. Am Hinterende mit einem Büschel von Anhängen, die wahrscheinlich als Kiemen fungiren. Halicryptus ohne Schwanzanhang.

II. Ordnung. Phoronidea.

Körper wurmförmig, in einer festsitzenden chitinigen Röhre. Zahlreiche Tentakel stehen auf hufeisenförmiger Basis um den Mund. After ganz vorn dorsalwärts neben dem Mund. Um den Mund ein Nervenring (Schlundring). Zwei vorne ausmündende Nephridien, zugleich Leitungswege der Geschlechtsprodukte. Ein einfaches Blutgefässsystem vorhanden. Hermaphroditen. Einzige Gattung: Phoronis.

III. Ordnung.
Bryozoa. Moosthierchen.

Kleine Thierchen. After dorsalwärts in der Nähe des Mundes. Ein Gehirnknoten zwischen Mund und After. Nephridien, wenn vorhanden, in einem Paar, mit embryonalem Typus, in der Nähe des Mundes ausmündend, nicht als Leitungswege der Geschlechtsprodukte fungirend. Zahlreiche Tentakel auf einem oft hufeisenförmigen Träger um den Mund. Bilden meist durch Knospung verschieden gestaltete festsitzende Stöcke.

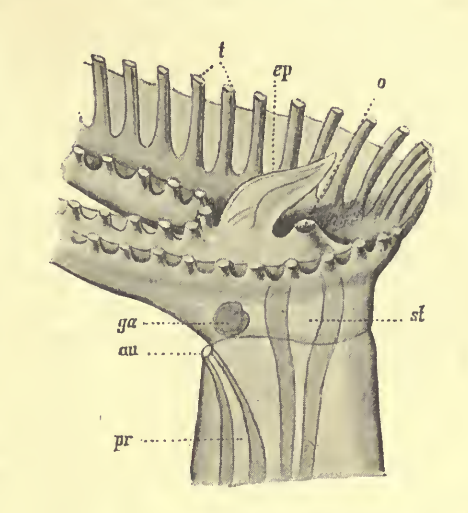


Fig. 122. Vorderkörper von Lophopus (nach ALLMAN) von der rechten Seite. *t* Tentakel nahe der Basis abgeschnitten, *o* Mund, *ep* Epistom, *st* Vorderdarm, *ga* Ganglion, *an* After, *pr* Enddarm. Die freien Enden des Tentakelträgers sind abgeschnitten.

1. Unterordnung. Pterobranchia.

Tentakelträger jederseits in einen langen, armartigen, dorsalwärts und rückwärts gerichteten Fortsatz verlängert, der in seiner ganzen Länge in zwei Längsreihen die Tentakelchen trägt. Darm auf den angeschwollenen Vordertheil des hinten stielartig verlängerten Körpers beschränkt, Leibeshöhle wenig entwickelt. Stockbildend, in Röhren, die sich auf einem gemeinsamen Stamme kriechend erheben. Rhabdopleura. Verwandt ist: Cephalodiscus.

2. Unterordnung. Ectoprocta.

Afteröffnung ausserhalb des Tentakelträgers. Tentakelträger nicht ausgezogen. Vorderkörper nackt, Hinterkörper beschalt. Ohne Stiel. Vorderkörper so in einer Einfaltung des Hinterkörpers geborgen, dass er von einer besondern vergänglichen oder dauernden Scheide (Tentakelscheide) umgeben ist, aus welcher er vorgestreckt werden kann. Leibeshöhle ziemlich geräumig.

Schale oft verkalkt. Stockbildend. A. Phylactolaemata. Tentakelträger hufeisenförmig. Süsswasserbewohner. Cristatella, Alcyonella, Fredericella, Lophopus (Fig. 122), Plumatella (Fig. 139, p. 207). B. Gymnolaemata. Tentakelträger kreisförmig. Leben mit Ausnahme von Paludicella im Meere. Cellepora, Eschara, Bugula, Flustra, Alcyonidium, Hornera u. s. w.

3. Unterordnung. Entoprocta.

Afteröffnung innerhalb des Tentakelträgers. Eine Tentakelscheide fehlt. Körper gestielt. Mit einem Nephridienpaar. Leibeshöhle reducirt. Pedicellina stockbildend, Loxosoma einzellebend. Im Meere.

IV. Ordnung. Brachiopoda. Armfüsser (Fig. 178, p. 266).

Die dorsale und die ventrale Leibeswand bilden eine nach vorn gerichtete Duplikatur, so dass der Körper von einem dorsalen und einem ventralen Mantellappen umhüllt ist, die hinten und seitlich mit einander verschmelzen können. Die Mantellappen sondern eine dorsale und eine ventrale, meist verkalkende, bisweilen hornige Schalenklappe ab. Die ventrale ist gewöhnlich bauchiger. Zu Seiten des Mundes inseriren sich 2 mit Seitenfäden besetzte lange Mundarme, die, spiralig aufgerollt und oft durch ein besonderes kalkiges Armgerüst der Rückenklappe gestützt, in der von den Mantellappen umschlossenen Mantelhöhle liegen. After fehlt oder liegt assymmetrisch vorn rechts neben dem Munde. Nur bei Crania liegt er ganz hinten in der dorsalen Mittellinie. Centralnervensystem ein Schlundring mit schwach entwickeltem Gehirn und unteren Ganglienanschwellungen. 1 (seltener 2) Paar Nephridien, zugleich Leitungswege der Geschlechtsprodukte, münden rechts und links vom Munde in die Mantelhöhle. Blutgefässsystem wahrscheinlich vorhanden, mit einem über dem Darme gelegenen Herzen. Das Hinterende des Körpers verlängert sich häufig in einen festsitzenden Stiel, der entweder zwischen den Schalenklappen (Lingula) oder durch ein Loch in einer nach oben gerichteten hintern Hervorwölbung der grössern ventralen Klappe hervortritt. Bei vielen fehlt der Stiel und die Schale ist direkt mit der ventralen Klappe an der Unterlage befestigt. Ausschliesslich Meeresbewohner. Die grosse Mehrzahl der Gattungen und Arten fossil. Die Gattung Lingula hat sich seit der palaeozoischen Epoche erhalten.

1. Unterordnung. Testicardines.

Die Schalenklappen greifen durch Fortsätze (Schloss) angelartig ineinander. Ein After fehlt. Terebratula, Waldheimia. Thecidium (mit der grossen Schalenklappe festgewachsen), Argiope, Rhynchonella (Fig. 125, p. 190), Spirifer.

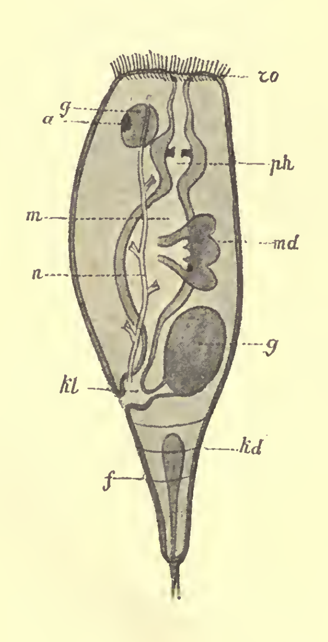


Fig. 123. **Schematische Darstellung der Organisation eines Räderthieres** von der Seite. *ro* Räderorgan, *g* Gehirn, *a* Auge, *ph* Pharynx, *m* Magen, *n* Nephridium, *md* Magendrüse, *g* Genitaldrüse, *kl* Kloake, *kd* Kittdrüse des Fusses *f*.

2. Unterordnung. Ecardines.

Ohne Schloss. Darm mit After. Crania. Lingula.

V. Klasse. **Rotatoria. Räderthierchen** (Fig. 123, Fig. 162, p. 246).

Kleine, meist mikroskopische Thierchen. Innere Gliederung fehlt. Am Vorderende ein verschieden gestaltetes Wimperorgan (Räderorgan). Hinterende in einen häufig gegliederten Anhang (Fuss, Stiel) verlängert. Kloakenöffnung dorsal an der Grenze von Körper und Fuss. Ein Gefässsystem fehlt. Ein Paar Nephridien von embryonalem Typus mit mehreren innern Wimperzellen münden mit dem After und dem Eileiter in die Kloake. Getrennt geschlechtlich. Die Männchen klein, mit rückgebildetem Darmkanal. Vorwiegend Süsswasserthiere. In festsitzenden Röhren oder Hüllen lebende Formen: Floscularia, Stephanoceros, Melicerta, Lacinularia. Bei diesen ist das Räderorgan in Lappen oder Tentakel ausgezogen. Frei lebende Formen: Notommata, Hydatina (Fig. 162, p. 246), Brachionus (gepanzert), Asplancha. Parasitisch auf Nebalia im Meere: Seison.

In die Nähe der Rotatorien ist die eigenthümliche Gattung **Dinophilus** (Fig. 163, p. 247), mit dem Habitus gewisser Annelidenlarven zu stellen. Männchen und Weibchen sind einander ähnlich oder das Weibchen ist kleiner, ohne Darm. Die ganze Bauchseite des Körpers ist bewimpert. Ausserdem finden sich mehrere hintereinanderliegende Wimperringe am Körper. Ein Räderorgan fehlt. Nephridien in segmentaler Anordnung von embryonalem Typus.

Anhang zum Kreis der Vermes:

VI. Klasse. **Chaetognatha, Pfeilwürmer** (Fig. 152, p. 226).

Körper cylindrisch, gestreckt, mit wagerechtem Flossensaum (Seitenflossen, Schwanzflosse) um den Hinterkörper. Kopf vom Rumpfe ziemlich deutlich abgesetzt. Leibeshöhle geräumig, durch Scheidewände in 3 hintereinanderliegende Abtheilungen, Kopfhöhle, Rumpfhöhle, Schwanzhöhle, getrennt. Mund von Borsten (Kiefern) umstellt. Darm gestreckt, After ventral, am Anfang des Schwanzes. Das Central-Nervensystem besteht aus dem Gehirn, der Schlundcommissur und einem grossen im Rumpfe liegenden Bauchganglion. Ohne Gefässsystem. Hermaphroditen. Eierstöcke in der Rumpfhöhle, Hoden in der Schwanzhöhle. Paarige Ausführungsgänge (Nephridien?) münden rechts und links am Ende des Rumpfes resp. des Schwanzes. Leben im Meere. Sagitta, Spadella.

Zu den Würmern, gewöhnlich in die Nähe der Rotatorien, stellt man die kleine Gruppe der Gastrotricha. Kleine Thierchen mit bewimperter Bauchfläche, Rücken mit in Längsreihen angeordneten Stacheln. Hinterende in 2 seitliche Spitzen auslaufend. Darm gerade, auf den Mund folgt ein muskulöser Pharynx. After am Hinterende. Hermaphroditen. Nephridien ungenügend bekannt. Blutgefässsystem fehlt. Ichthydium. Vorwiegend Süsswasserbewohner. Die oft in die Nähe der Nematoden gestellten Echinoderen sind winzige, marine Thierchen ohne Bewimperung, mit geringeltem Körper; mit Borsten. Innere Organisation ungenügend bekannt.

Die Verwandtschaftsverhältnisse (Phylogenie) der Würmer sind noch sehr strittig. Es herrschen die verschiedensten Ansichten. Die Nemertinen bilden eine natürliche, wohl umgrenzte Klasse, welche in manchen Organisationsverhältnissen (Nervensystem, Exkretionssystem, Fehlen einer Leibeshöhle) Beziehungen zu Turbellarien erkennen lässt, sich aber durch den Besitz eines Blutgefässsystems und eines Afters über die Plathelminthen erhebt. Die Pseudometamerie des Nemertinenkörpers ist eine ähnliche, wie die gewisser Turbellarien (Tricladen). Die systematische Stellung der Nemathelmia ist ganz unsicher. Wahrscheinlich waren ihre Vorfahren höher entwickelte Würmer, bei denen die Anpassung an die parasitische Lebensweise eine Degradation herbeigeführt hat. Vielleicht stehen die Gordiidae unter den heute lebenden Nematoden der Stammform noch am nächsten. — Die Annulaten bilden eine ausserordentlich formenreiche, grosse Gruppe, in welcher der typisch segmentirte Zustand des Körpers als der ursprüngliche betrachtet werden kann. Dem gegenüber müssen die Myzostomiden, Echiuriden, manche einfach organisirte Chaetopoden und in gewisser Hinsicht auch die Hirudineen als einseitig entwickelte, zum Theil vereinfachte oder rückgebildete Formen betrachtet werden. Die Ansichten über die Stammesgeschichte der ganzen Klasse sind sehr getheilt. Manche Forscher, und wir schliessen uns diesen an, halten die Segmentirung (Metamerie) des Annulatenkörpers für eine Fortbildung der Pseudometamerie turbellarien- oder nemertinenähnlicher Thiere. Andere halten den Annulatenkörper für eine Art Thierstock, durch axiale Knospung entstanden. Sie erblicken in den Rotatorien Formen, die der ungegliederten (nicht knospenden und nicht stockbildenden) Stammform noch am nächsten stehen, während wir geneigt sind, die Räderthiere für vereinfachte Thiere zu halten, die auf immer frühern Entwickelungsstadien geschlechtsreif werden; so dass sie sich jetzt nicht mehr über die Organisationshöhe einer jungen Annelidenlarve erheben. Die Klasse der Prosopygier zerfällt in einige, zum Theil scharf von einander abgegrenzte, natürliche Ordnungen, deren Organisation sich in mancher Hinsicht sehr gut verstehen liesse, wenn man sie auf eine alte Anpassung an die festsitzende oder eine verwandte Lebensweise und auf die Rückwirkung von Schalen-, Gehäuse-, Röhrenbildungen auf den Körper ursprünglich höher entwickelter, gegliederter Würmer zurückführen wollte. Auch die systematische Stellung der Chaetognathen ist sehr unsicher. Man betrachtet sie vielleicht am besten als Annulaten mit geringer (3) Segmentzahl. Die systematische Stellung der Gastrotrichen und Echinoderen entzieht sich vor der Hand noch jeder sichern Beurtheilung.

I. Körperform und äussere Organisation.

Der Körper der Nemertinen ist langgestreckt, bandförmig, dorsoventral mehr oder weniger abgeplattet, an der ganzen Oberfläche bewimpert, weichhäutig, ungegliedert, ohne äussere Anhänge. Vorn an der Bauchseite, bisweilen etwas vom vordersten Ende entfernt, liegt der Mund in Form eines Längsschlitzes. Davor, gewöhnlich am vordersten Ende, die Rüsselöffnung. Mund und Rüsselöffnung sind nur bei Amphiporus, Malacobdella und Geonemertes palaensis zu einer einzigen äusseren Oeffnung vereinigt. Zu beiden Seiten des Kopfes liegen häufig zwei stark bewimmerte Längsfurchen oder Seitenspalten. Der After ist terminal. Bei der parasitischen Malacobdella bildet das Hinterende vor und unter dem After eine ventrale Saugscheibe.

Der von einer derben, oft geringelten Cuticula bekleidete Körper der Nemathelmia ist langgestreckt, spindelförmig, ohne äussere Anhänge, höchstens mit kleinen Papillen oder Bärtchen am Vorder- und Hinterende. Mund und After sind, wenn vorhanden, terminal. Die Acanthocephalen besitzen am Vorderende einen in eine besondere Scheide einstülpbaren, mit rückwärts gerichteten Haken besetzten Rüssel, der zur Befestigung an der Darmwand des Wirthes dient. Die Männchen haben am Hinterende ein vorstülpbares, im ausgestülpten Zustand glockenförmiges Begattungsorgan.

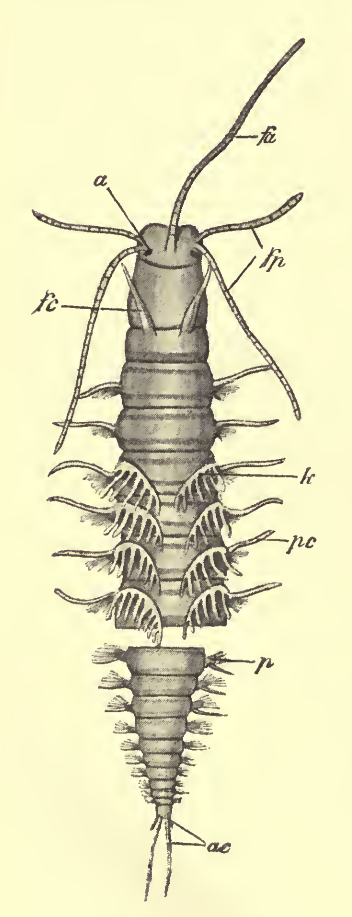
Bei den Annulaten müssen die einzelnen Klassen gesondert besprochen werden. Der Körper der Hirudineen ist gestreckt, meist dorso-ventral mehr oder weniger abgeplattet, selten (Pontobdella) fast drehrund. In der Umgebung des Mundes ein kleiner Mundsaugnapf, am Hinterende, immer unter dem After, ein gewöhnlich grösserer Bauchsaugnapf. Der Körper ist durch zahlreiche Ringfurchen in zahlreiche hintereinanderliegende Ringel getheilt, die aber der Zahl nach nicht den inneren Segmenten entsprechen. Im grössten Theile des Körpers kommen (je nach den natürlichen Gruppen) 3, 4 oder 5 Ringel der äusseren Haut auf ein inneres Segment. Vorn und hinten aber nimmt die Zahl der auf ein Segment fallenden Ringel ab, so dass z. B. ganz vorn auf ein Segment nur ein Ringel kommt. Die Zahl der Segmente lässt sich äusserlich bestimmen durch die Zahl der Querreihen von eigenthümlichen, später zu besprechenden Sinnesorganen, von denen häufig die 5 vordersten Paare Augen darstellen. Diese Querreihen finden sich immer nur am vordersten Ringel eines Segmentes und die mit ihnen versehenen Ringel (Sinnesringel) bleiben immer erhalten, während die andern sich der Zahl nach reduciren oder vollständig verschwinden können (Vorder- und Hinterende) (Fig. 155, p. 233). Die Haut ist nackt, meist ohne Anhänge, bei Pontobdella mit Höckern, die bei der Hautathmung die Hauptrolle spielen, bei Branchellion jederseits auf dem Rücken mit einer Längsreihe von blattförmigen, wohl zur Respiration dienenden Hautanhängen, die paarweise auf die Ringel vertheilt sind. Drei Ringel entsprechen einem Segment und die innere Segmentation ist auch äusserlich dadurch angedeutet, dass je auf 3 Paar Anhänge 1 Paar an der Basis blasenförmig aufgetrieben ist.

Bei den Chaetopoden entspricht im Allgemeinen die äussere Gliederung der inneren. Die erstere ist am deutlichsten an der Anordnung der Borsten zu erkennen, welche sich streng segmentweise wiederholen. Gewöhnlich stehen die Borsten gruppenweise zusammen. Jedes Segment, mit Ausnahme des Mundsegmentes, trägt typisch jederseits 2 Borstenbündel, ein dorsales und ein ventrales.

Die Gestalt der Borsten, ihre Zahl und Anordnung wechselt im Einzelnen ausserordentlich und ist systematisch von der grössten Bedeutung. Nur bei wenigen Chaetopoden fehlen die Borsten, so bei der Enchytraeidengattung Anachaeta und bei Branchiobdella unter den Oligochaeten, bei den sogenannten Archianneliden (Polygordius, Protodrilus u. s. w.) und bei den Tomopteriden. Bei Chaetogaster fehlen die dorsalen Borstenreihen, auch bei Saccocirrus ist jederseits nur eine Längsreihe von Borstenbündeln vorhanden. Bei den sedentären Polychaeten ist jedes ventrale Borstenbündel in Form einer Querreihe von kurzen Hakenborsten entwickelt. Die Borstenbündel können sich in die einzelnen Bestandtheile zerlegen, so dass die Borsten bei Perichaeta schliess-

lich zu einem einzeiligen Ring um das Segment angeordnet sind. Die Borsten können in bestimmten Körperregionen in Wegfall kommen. Besonders bei den Echiuriden (siehe systematische Uebersicht) sind sie der Zahl nach sehr reducirt.

Die Borstenbündel stecken entweder einfach in der Haut oder in besonderen Hervorwölbungen der Leibeswand, den sogenannten Fussstummeln oder Parapodien (Fig. 159, p. 237). Das erstere gilt vornehmlich für die Oligochaeten und Echiuriden, das letztere für die meisten Polychaeten. Wohl entwickelt als kräftige Ruder- und Bewegungsorgane sind die Parapodien vornehmlich bei den Errantia, während sie bei den Sedentaria reducirt sind, vornehmlich die ventralen Parapodien, die meist nur niedrige, Hakenborsten tragende Querwülste darstellen. Bei einzelnen Röhrenwürmern (vornehmlich Serpuliden) sind die Parapodien, wohl in Anpassung an die tubicole Lebensweise, ganz verstrichen. Auch bei den Archianneliden fehlen sie. Nicht immer finden wir getrennte ventrale und dorsale Parapodien, häufig existirt jederseits nur eine Parapodienreihe. An jedem Parapodium finden wir aber dann einen dorsalen und einen ventralen Ast. Welches das ursprünglichere Verhalten ist, das uniseriale oder das biseriale, lässt sich heute noch nicht mit Sicherheit entscheiden.



Die Parapodien der Polychaeten tragen selbst wieder charakteristische Anhänge (Fig. 124). Es sind dies die Cirren, ungegliederte oder gegliederte Fäden, die im einfachsten Falle in der Einzahl jedem Parapodium aufsitzen. Man kann also dorsale und ventrale Cirren unterscheiden. Die Cirren können die verschiedensten Umwandlungen erleiden. So werden die Rückencirren oder Seitenäste derselben bei vielen Polychaeten zu Kiemen, die häufig zierlich verästelt und mit Blutgefässen versorgt sind. Bei den Aphroditeen werden sie zu breiten Rückenschuppen (Elytren). In einigen Fällen (z. B. Capitelliden, Glyceriden) können die dorsalen Parapodien aber neben dem typischen oder zu einem Seitenorgan umgewandelten Cirrus eine Kieme tragen, die im Gegensatz zu der aus einem Cirrus hervorgegangenen Kieme als Lymphkieme bezeichnet wird und durch Fortsätze der Leibeshöhle mit Haemolymphe versorgt wird (in Ermangelung eines Blutgefässsystems). Die Cirren können an die Basis der Parapo-

Fig. 124. **Eunice limosa** (nach Ehlers). Vorderes und hinteres Körperende von der Rückenseite. *fa* unpaarer Fühler, *fp* paarige Fühler, *a* Augen, *fc* Fühlercirren, *k* Kiemen, *pc* dorsale Parapodialcirren, *p* Parapodien, *ac* Aftercirren.

dien oder sogar von dieser wegrücken. Sie können sich auch da erhalten, wo die Parapodien verschwinden.

Der Kopf der Polychaeten ist durch besondere Anhänge charakterisirt, von denen die vorderen als Fühler, die hinteren als Fühlercirren bezeichnet werden. Sie stehen nie auf Parapodien, die dem ächten, mundtragenden Kopfsegment ebenso constant fehlen, wie die Borsten. Bei den meisten exquisit tubicolen Polychaeten geht mit der Reduktion der Parapodien am Rumpfe auch eine Reduktion der Parapodialcirren oder Parapodialkiemen Hand in Hand, die nur an den vorderen Segmenten sich erhalten. Bei den Serpuliden sind alle Parapodialanhänge reducirt, dafür haben sich die Kopfanhänge zu mächtig entwickelten Tentakelkiemen umgebildet, die häufig eine stattliche Krone bilden. Bei Sternaspis findet sich jederseits am After ein Kiemenbüschel.

Den Oligochaeten, Archianneliden, Echiuriden und einem Theil der Capitelliden fehlen mit den Parapodien auch die Anhänge derselben (Cirren, Kiemen). Nur die ganz mangelhaft bekannte, in schlammigen Gräben Aegyptens aufgefundene Oligochaete Alma nilotica trägt auf der hinteren Körperhälfte Rückenkiemen. In allen diesen Abtheilungen fehlen auch die Kopfanhänge. Nur die Archianneliden (Polygordius, Protodrilus) besitzen 2 Fühler am vordersten Kopfende. Bei den Echiuriden verlängert sich der Kopf vor und über dem Munde in einen langen, auf der Bauchseite mit einer Längsfurche oder -Rinne versehenen Fortsatz (Rüssel, Kopflappen), der bei Bonellia am Ende gabelspaltig getheilt ist.

Die innere Gliederung spiegelt sich bei den meisten Chaetopoden äusserlich nicht nur in der regelmässigen Wiederholung der Borsten (und Parapodien der Polychaeten) wider, sondern auch in einer äussern Ringelung des Körpers, die durch das Auftreten regelmässig sich wiederholender mehr oder weniger deutlicher Einschnürungen bedingt wird. Gewöhnlich finden sich diese Einschnürungen an der Grenze zwischen 2 aufeinanderfolgenden Segmenten, die Ringel entsprechen also der Zahl und Lage nach den wirklichen Segmenten. Nur selten ist jedes Segment selbst wieder geringelt. Bei manchen niedern Oligochaeten freilich, bei den Archianneliden und einem Theil der Echiuriden lässt sich an der Haut keine deutliche Ringelung oder Gliederung erkennen.

Der Körper der Chaetopoden ist äusserlich entweder homonom gegliedert, das heisst, alle aufeinanderfolgenden Segmente des Rumpfes gleichen einander, oder er ist heteronom gegliedert, dann nämlich, wenn die Segmente in verschiedenen Regionen verschiedenartig gebildet sind, sowohl was ihre äussere Gestalt, als was ihre Ausstattung mit verschiedenen Borsten, Parapodien, Cirren, Kiemen u. s. w. anlangt. Man unterscheidet dann verschiedene Regionen am Körper (z. B. Thoracalregion, Kiemenregion, Abdominalregion u. s. w.) Die Haut der Chaetopoden ist mit einer chitinigen, besonders bei den Polychaeta errantia kräftig entwickelten Cuticula bedeckt. Viel zarter und schwächer ist die Cuticula bei den meisten im Schlamme lebenden Oligochaeten und den Röhrenbewohnern unter den Polychaeten.

Ueber die allgemeine Körperform und äussere Organisation der Myzostomiden vergleiche die systematische Uebersicht.

Die äusseren Formverhältnisse des Körpers der Prosopygier sind äusserst verschiedenartig. Das Wichtigste darüber ist schon in der systematischen Uebersicht gesagt worden.

Der Körper ist ebensowenig äusserlich, wie innerlich deutlich gegliedert.

Bei Sipunculaceen kommt (Sipunculus, Priapulus, Halicryptus) eine regelmässige, äussere Ringelung des Rumpfes vor. Die Ringel scheinen, wenigstens in einigen Fällen, den Muskelbündeln der Ringmuskulatur und den vom Bauchstrang abgehenden Seitennerven zu entsprechen. Bei Sipunculus kommen zu den Ringfurchen am Rumpfe noch tiefere, deutlichere Längsfurchen, so dass die ganze Haut regelmässig in würfelförmige Felder getheilt erscheint. Aehnliche Längsfurchen kommen am „Rüssel" von Priapulus vor. Papillen und Warzen sind auf dem Körper der Sipunculaceen vornehmlich am Rüssel sehr verbreitet.

Ein genauerer Vergleich des Rüssels der Sipunculaceen mit dem gleichnamigen Organ der früher mit ihnen zu der Klasse der Gephyreen vereinigten Echiuriden ergiebt die völlige morphologische Verschiedenheit der beiden Theile. Der Rüssel der Sipunculaceen ist der vordere Körpertheil, der in den hintern eingestülpt werden kann. Der Mund liegt am vordern Ende desselben. Der Rüssel der Echiuriden ist eine Verlängerung des vor und über dem Munde liegenden Kopftheiles (Kopflappen) und ist nicht einstülpbar. Der Mund liegt an seiner Basis. Im Rüssel der Sipunculaceen verläuft der Vorderdarm, während der Vorderdarm zu dem Kopflappen der Echiuriden in keinerlei Beziehungen tritt.

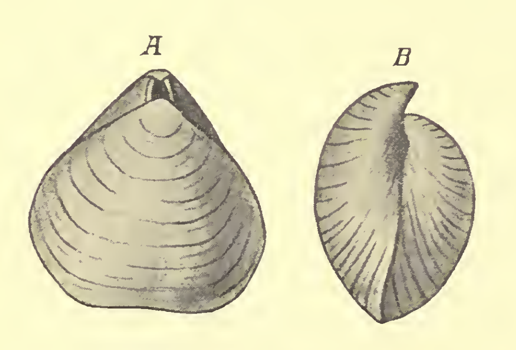


Fig. 125. **Rhynchonella psittacea.** *A* Von oben, *B* von der linken Seite.

Die Sipunculaceen besitzen eine derbe Cuticula; bei Phoronis ist sie zart, dafür scheidet die Haut eine abstehende chitinige Hülle, die Wohnröhre, aus. Bei den Bryozoen kommt es meist zur Bildung einer derben und harten Cuticularhülle (Zelle, Ectocyste), deren Oeffnung häufig durch einen Deckel verschlossen werden kann und die oft verkalkt. In ähnlicher Weise scheidet der Mantel der Brachiopoden eine zweiklappige, gewöhnlich kalkige, seltener hornige Schale aus.

Diese Schale der Brachiopoden (Fig. 125) kann nicht mit der ähnlichen zweiklappigen Schale der Muscheln (Lamellibranchia, Cochlida) verglichen werden. Die beiden Schalenklappen sind bei den erstern dorsal und ventral; jede Klappe ist symmetrisch; die Medianebene des Körpers theilt auch jede Schalenklappe in 2 seitliche congruente Hälften. Bei den Muscheln hingegen unterscheiden wir eine rechte und eine linke Schale. Die Medianebene geht zwischen beiden Schalenklappen hindurch. Jede Klappe ist asymmetrisch. Der klaffende Rand der Schale ist bei den Muscheln ventral, bei den Brachiopoden vorn; der Schlossrand, wo die beiden Klappen mit einander gelenkig verbunden sind, ist bei den Muscheln dorsal, bei den Brachiopoden liegt er hinten.

Ueber die für die Prosopygier sehr charakteristischen Mundtentakel und Mundarme, sowie über die Lage des Afters ist schon in der

systematischen Einleitung das Nothwendigste gesagt worden. — Vergleiche ebenda die äussere Gestalt und Organisation der Rotatorien und Chaetognathen.

II. Die äussere Haut.

Die äussere Haut der Würmer besteht 1. aus der äussern Cuticula und 2. aus dem unter ihr liegenden und sie absondernden Körperepithel, das bei den meisten Würmern (ebenso wie bei den Arthropoden) als Hypodermis bezeichnet wird.

Die Cuticula ist sehr verschieden entwickelt. Sie ist dünn und zart bei den weichhäutigen Formen, besonders auch bei Nemertinen, wo sie von feinsten Poren zum Durchtritt der Wimpern durchbohrt ist. Wo sie kräftig entwickelt ist, wie bei vielen Annulaten, Prosopygiern, Nematoden und Rotatorien, gewährt sie dem Körper Schutz und Halt und bietet, als Hautskelet, der Körpermuskulatur Stütz- und Anheftungsflächen. Sie besteht aus einer dem Chitin verwandten Substanz und verkalkt bisweilen (bei Bryozoen, Brachiopoden) zu einer sehr harten Hülle oder Schale. Häufig zeigt sie eine Schichtung und erscheint aus verschiedenartig sich kreuzenden Systemen feinster, mit einander verklebter Fibrillen zusammengesetzt. Im Allgemeinen kann sie aufgefasst werden als das Ausscheidungsprodukt der darunter liegenden, drüsigen Hypodermiszellen oder als ein Umwandlungsprodukt des Protoplasmas dieser Zellen. In die gleiche Kategorie wie die Cuticula gehören verschiedenartige Röhren, Hüllen, welche, von der Haut abstehend, den Körper mancher Anneliden (Röhrenwürmer) umgeben und eine chitinige Grundsubstanz besitzen. Als Cuticularbildungen bestimmter Hypodermisdrüsen müssen ferner die Borsten der Chaetopoden aufgefasst werden, die wenigstens bei ihrer ersten Entstehung sich als aus aneinandergelagerten und verklebten Fibrillen und Fäserchen zusammengesetzt erweisen.

Die zellige, gewöhnlicher einschichtige Hypodermis ist am genauesten bei den Annulaten untersucht, wo sie aus folgenden zwei Hauptelementen besteht: 1. Drüsenzellen. Sie sind nackt, gross und liefern das Material für die Cuticularbildungen. Ueber jeder Drüsenzelle findet sich gewöhnlich ein Porus in der Cuticula. 2. Fadenzellen. Sie sind gewöhnlich schlank, ihr Protoplasma ist stark modifizirt und zerfällt in Fasern. Häufig verlieren sie den Kern. Die Fadenzellen sind um die Drüsenzellen so angeordnet, dass sie ein maschiges Stützgewebe für sie bilden, in dessen Lücken diese letztern liegen. Drüsenzellen der Hypodermis bilden den Hauptbestandtheil der unter die Haut eingesenkten Borstensäckchen der Chaetopoden, die Borstendrüse nämlich, welche die Borsten liefert.

Die Borstendrüsen können wichtige Umwandlungen erleiden. Bei Polyodontes z. B. (einer Aphroditee) sind die Borstendrüsen des dorsalen Astes der Parapodien zu mächtigen Spinndrüsen umgewandelt, deren Fadensekret das Material zum Bau der Wohnröhre liefert. Bei Aphrodite erzeugen die dorsalen Borstendrüsen Borsten und Haare, welche den die Athemkammer bedeckenden Haarfilz zusammensetzen. Die Borstendrüsen können wieder zu einfachen Hautdrüsen werden. So bei Anachaeta, welche keine Borsten mehr besitzt, aber an Stelle der vier Borstenreihen verwandter Enchytraeus-Arten 4 Reihen flaschenförmiger, in die Leibeshöhle hineinragender Hypodermisdrüsen. — Besondere Haut-

drüsen sind die Schleimdrüsen, welche besonders bei nackten und weichen Würmern (Nemertinen, Hirudineen) verbreitet sind.

Die Hypodermis kann gegenüber der Cuticula sehr zurücktreten. Ihre Elemente können zu einer subcuticularen Plasmaschicht verschmelzen. Bei den Gordiiden unter den Nemathelmia ist sie am Vorder- und Hinterende noch als deutliche Epithelschicht ausgebildet, während sie im übrigen Körper zu einer subcuticularen feinkörnigen Schicht mit eingestreuten Kernen reducirt ist. In dieser letztern Form treffen wir die Hypodermis bei allen übrigen Nemathelmia, wo sie öfters kaum mehr nachweisbar ist. Die Hypodermis scheint hier fast ganz in der Bildung der mächtigen Cuticula aufzugehen. Aehnlich verhalten sich die Bryozoen.

Eine eigenthümliche Umwandlung erfährt die Hypodermis bei eintretender Geschlechtsreife in einer Reihe in der Nähe der Geschlechtsöffnungen liegender Körpersegmente bei den meisten Oligochaeten. Die Drüsenzellen schwellen hier stark an, kommen in mehreren Schichten über einander zu liegen und so entsteht eine äusserlich sichtbare gürtelförmige Verdickung am Körper (das Clitellum).

Bei kiemenlosen Annulaten (höhern Oligochaeten, Hirudineen) können Capillaren des Blutgefässsystems bis in die Hypodermis eindringen und so in den Dienst der allgemeinen Hautathmung treten.

Bei Chaetopoden ist ein unmittelbar unter der Hypodermis liegender Ganglienzellplexus nachgewiesen, der sich durch Nervenfibrillen mit den Fadenzellen der Hypodermis in Verbindung setzt.

Bei zahlreichen Würmern (Aphanoneuren, Archianneliden, Saccocirrus, Opheliaceen, verschiedenen Polychaeten weit von einander entfernter Familien, ferner bei den Priapuliden, Phoroniden und Sagitta) liegt das Centralnervensystem in der Hypodermis derart, dass eine scharfe Grenze zwischen den gewöhnlichen Hypodermiszellen und den Nervenelementen sich nicht ziehen lässt. Bei vielen Annulaten, deren Centralnervensystem unter der Hypodermis liegt, geht dasselbe doch an seinem vordersten und hintersten Ende in die Hypodermis über, der Vordertheil des Gehirnes in die Hypodermis des Kopflappens, das hinterste Ende des Bauchmarks in die Hypodermis des Schwanzsegmentes.

Der Hypodermis gehören bei der Mehrzahl der Würmer die Sinnesorgane an, welche anderswo besprochen werden.

Häufig ist die Hypodermis durch eine dünne Stütz- oder Basalmembran von den darunter liegenden Geweben gesondert.

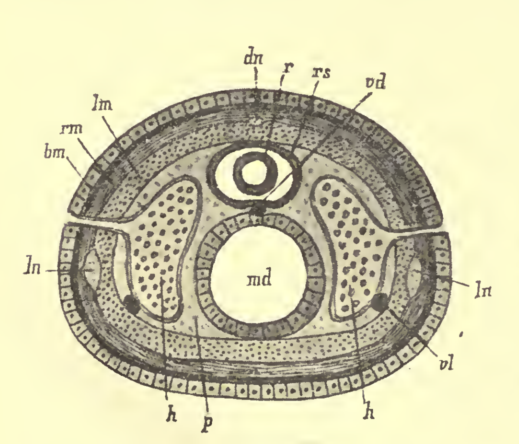


Fig. 126. **Querschnitt durch den mittleren Körpertheil einer Nemertine**, halbschematisch. *ln* Seitliche Längsnerven, *dn* medio-dorsaler Nerv, *bm* Basalmembran, *rm* Ringmuskelschicht, *lm* Längsmuskelschicht, *rs* Rüsselscheide, *r* Rüssel, *vd* Rückengefäss, *vl* Seitengefässe, *h* Hoden, *p* Parenchym, *md* Mitteldarm.

III. Der Hautmuskelschlauch.

Unmittelbar unter der äussern Haut liegt bei der grossen Mehrzahl der Würmer die Körpermuskulatur in Form eines Hautmuskelschlauches, der die Körpergestalt wiederholt. Er besteht im Allgemeinen aus zwei wohl entwickelten Schichten, einer äussern Ringfaserschicht und einer innern Längsfaserschicht.

Diese beiden Schichten finden sich bei allen Nemertinen, mit Ausnahme von Cephalothrix, wo die Ringmuskelschicht fehlen kann. Bei den Schizonemertinen, ferner bei Polia und Valencinia kommt zu ihnen noch eine äussere Längsmuskelschicht, die sogar stärker als die innere entwickelt sein kann, bei Carinina, Carinella und Carinoma eine innere Ringmuskelschicht hinzu. Alle diese Muskelschichten bilden bei den Nemertinen einen continuirlichen, nirgends in nennenswerther Weise unterbrochenen Schlauch.

Unter den Nemathelminthen besitzen alle Nematoden nur die Längsmuskelschicht (Fig. 127 *lm*). Diese ist in vier in der Längsrichtung des Körpers verlaufenden Linien unterbrochen und zerfällt also in 4 Längsfelder. Von den 4 Längslinien sind 2 median (dorsale und ventrale Medianlinien), 2 lateral (Seitenlinien). In diesen Unterbrechungslinien ist die subcuticulare Körnerschicht der Haut (Hypodermis) verdickt und in ihnen liegen bestimmte später zu besprechende Organe. Bei den Gordiiden ist nur die Bauchlinie deutlich ausgeprägt.

Den Acanthocephalen kommt ausser der Längsmuskelschicht noch eine äussere Ringmuskelschicht zu.

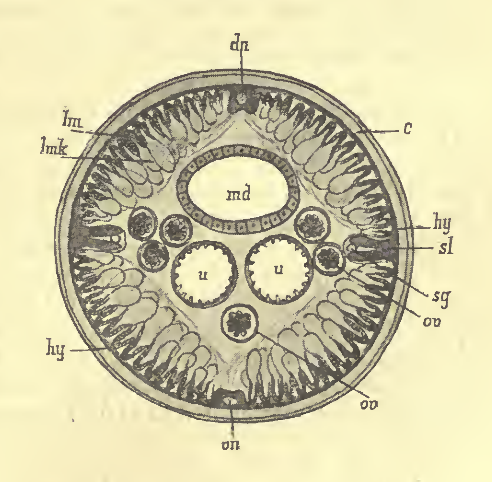


Fig. 127. **Querschnitt durch einen Nematoden (Ascaris).** *dn* Medio-dorsaler, *vn* medio-ventraler Längsnerv in den entsprechenden Mittellinien des Körpers, *sl* Seitenlinie, *c* Cuticula, *hy* Hypodermis, *sg* Seitengefässe, *so* Ovarialröhren, *lm* Längsmuskulatur, *lmk* Muskelkörper der Längsmuskelfasern, *u* Uterus, *md* Mitteldarm.

Bei den Annulaten tritt die Hautmuskulatur fast überall in typischer Form auf. Sehr selten (Archiannelиden) fehlt die Ringmuskelschicht gänzlich. Selten auch kommen zu den beiden typischen Schichten noch andere hinzu: diagonale, sich kreuzende Fasern bei Hirudineen und Echiuriden. Die Ringmuskelschicht ist überall continuirlich, die Längsmuskelschicht aber bei den Chaetopoden fast immer an verschiedenen Stellen unterbrochen. Diese Unterbrechungen sind oft von Gattung zu Gattung oder von Familie zu Familie recht verschieden, so dass sie

sich nicht zu einer allgemeinen Besprechung eignen. Die häufigsten Unterbrechungen sind die in der medianen Rücken- und Bauchlinie, dann in den Längsreihen der Borstenbündel und Parapodien. Die verschiedene Anordnung der Borstenbündel und Parapodien bedingt natürlich auch Verschiedenheiten in der Anordnung der Unterbrechungslinien oder -Felder. Im Allgemeinen ist die Längsmuskulatur bei den Annulaten stärker entwickelt als die Ringmuskulatur.

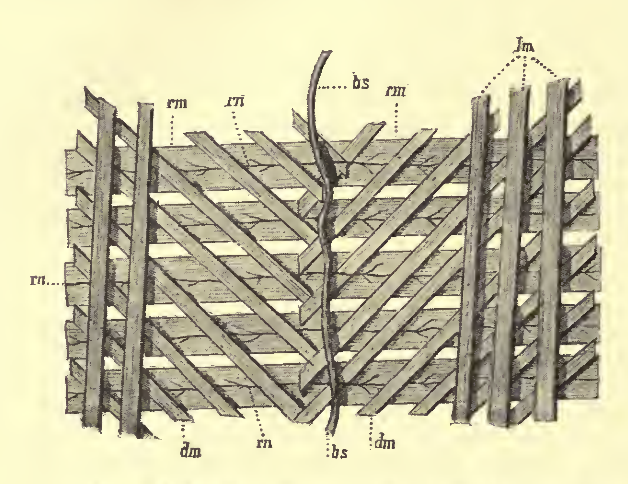


Fig. 128. **Stück der Muskulatur der ventralen Leibeswand von Sipunculus**, schematisirt (nach ANDREAE). *lm* Längsmuskeln, zum Theil weggelassen, *rm* Ringmuskeln, *dm* Diagonalmuskeln, in der Mittellinie abgeschnitten, *bs* Bauchstrang, *rn* Nervenringe.

Schwach erweist sich die Hautmuskulatur der Myzostomiden. Wir unterscheiden hier undeutlich 1. ein System von Fasern, welche vom Centrum gegen die Peripherie ausstrahlen, 2. ein System von parallel dem Körperrand verlaufenden, concentrisch angeordneten Fasern. Das erste System dürfte der Ringmuskulatur, das letztere der Längsmuskulatur der Annulaten entsprechen.

Als specielle locale Umbildungen der Hautmuskulatur müssen die verschiedenartigen Muskelgruppen betrachtet werden, welche bei den Chaetopoden zur Bewegung der Borstenbündel, der Paropodien und ihrer Anhänge dienen. Bei den Sternaspiden finden wir, ähnlich wie bei den Sipunculiden, Theile der Längsmuskulatur zu dorsalen und ventralen Retractoren des vorderen einstülpbaren Körpertheils differenzirt.

Die allgemeine Körpermuskulatur ist bei den Prosopygiern in sehr verschiedener Weise entwickelt. — Die nackten Sipunculaceen besitzen einen kräftig und typisch entwickelten Hautmuskelschlauch, bestehend aus einer äusseren Ring- und innern Längsmuskelschicht (Fig. 128). Zwischen beide schiebt sich bei Sipunculiden noch eine dünne Diagonalfaserschicht ein. Die Längs- und Ringmuskeln verlaufen gewöhnlich in regelmässig nebeneinander liegenden Bündeln oder Bändern, welche den äusserlich sichtbaren Längs- und Ringleisten entsprechen. Die Längsmuskulatur liefert die Retractoren des Rüssels (Fig. 138, p. 206), welche sich in wechselnder, für die Systematik wichtiger Zahl einerseits

am Vorderende des Rüssels (vorderer Körpertheil), anderseits am vorderen oder mittleren Theile des Rumpfes an den Hautmuskelschlauch inseriren und frei durch die Leibeshöhle verlaufen.

Bei den in Chitinröhren lebenden Phoroniden besteht ein typischer, aus den beiden Schichten zusammengesetzter Hautmuskelschlauch.

Bei den Bryozoen können wir nicht mehr von einem Hautmuskelschlauch sprechen. Die weitgehende Reduktion desselben dürfte auf die Ausbildung eines starren Hautskeletes (Schale, Zelle, Ectocyste) zurückzuführen sein, welche einen Hautmuskelschlauch funktionsunfähig macht. Es bleiben nur solche Theile der allgemeinen Muskulatur bestehen, welche ein Zurückziehen und Vorstrecken des weichhäutigen Vorderendes mit seinen Tentakeln, oder (bei Rhabdopleura) eine Contraction des Stieles des in einer abstehenden Röhre beweglichen Körpers gestatten (Längsmuskeln des Stieles). Auch bei Endoprocten findet sich noch vornehmlich im Stiel eine zarte Längsmuskelschicht unmittelbar unter der Haut. Als Antagonisten dieser Muskeln (die Stelle der Ringmuskulatur vertretend) dürfte die elastische Cuticula oder (bei Pterobranchien) eine knorpelartige Substanz dienen, welche im Stiele einen axialen Strang bildet.

Der Muskelapparat, welcher bei den mit einer vorübergehenden oder bleibenden Tentakelscheide ausgestatteten Bryozoen zum Vorstrecken und Znrückziehen des vorderen tentakeltragenden Körperendes aus und in die Zelle dient, ist am besten bei den Süsswasserbryozoen bekannt geworden (Fig. 139, p. 207). Er besteht wesentlich aus 3 Theilen: 1. aus longitudinal verlaufenden Retraktoren (ähnlich denen der Sipunculaceen), welche durch die Leibeshöhle verlaufen und sich einerseits am vorderen Körperende in der Nähe der Tentakeln, anderseits im Grunde der Zelle an die Leibeswand ansetzen; 2. aus einem System von Fäden, welche zwischen der eingestülpten Wand der Rüsselscheide und der benachbarten äusseren Leibeswand ausgespannt sind (Parieto-Vaginal-Muskeln); 3. aus ringförmig verlaufenden Muskeln, die gewöhnlich nur an der vorderen Körperwand entwickelt sind, bei Paludicella aber als Muskelreifen im ganzen Körper unter der Haut vorkommen und bei ihrer Contraction das Hervortreten des zurückgezogenen vorderen Körperendes mit den Tentakeln aus der Zelle veranlassen. Alle diese ringförmig verlaufenden Muskeln sind als Reste der Ringmuskelschicht, die Retractoren und Parieto-Vaginalmuskeln als Reste der Längsmuskulatur eines Hautmuskelschlauches aufzufassen.

Bei den Brachiopoden ist ebensowenig als bei den Bryozoen ein typischer Hautmuskelschlauch ausgebildet und dieses Verhalten steht offenbar auch hier wieder in direkter Beziehung zu der Ausbildung einer Schale. Reste eines Hautmuskelschlauches sind unter dem Integument des Mantels liegende, schwach entwickelte Fasern mit querem und longitudinalem Verlauf, ferner die Muskeln der Arme (Protractoren und Retractoren) und die Längsmuskeln des Stieles, welchen, bei dem fast allgemeinen Fehlen einer Ringmuskulatur, die elastische Wandung des Stieles entgegenwirkt. Zum Schliessen und Oeffnen der beiden Schalenklappen dient bei den Brachiopoden ein System kräftiger, massiger dorsoventral die Leibeshöhle durchsetzender Muskeln (Fig. 129), welche sich in der hintern Körperregion in der Umgebung des Schlosses (wo ein solches vorhanden ist) an die beiden Schalenklappen ansetzen (Ad-

ductoren und Divaricatoren). Diese Muskeln können nicht als dislocirte oder modifizirte Theile eines Hautmuskelschlauches betrachtet werden.

Bei Dinophilus findet sich unter dem Körperepithel ein sehr schwach entwickelter Hautmuskelschlauch (Ring- und Längsmuskelschicht).

Die Muskeln der Rotatorien verlaufen meist als isolirte Fasern in der Längsrichtung oder ringförmig um den Körper. Die Längsmuskeln sind immer stärker entwickelt, heften sich mit beiden Enden an die Haut an und dienen hauptsächlich zum Einziehen des Vorderendes mit dem Räderorgan, zur Verkürzung des Schwanzes oder Fusses, bei tubicolen Formen zum Rückziehen des Körpers in die Hülle.

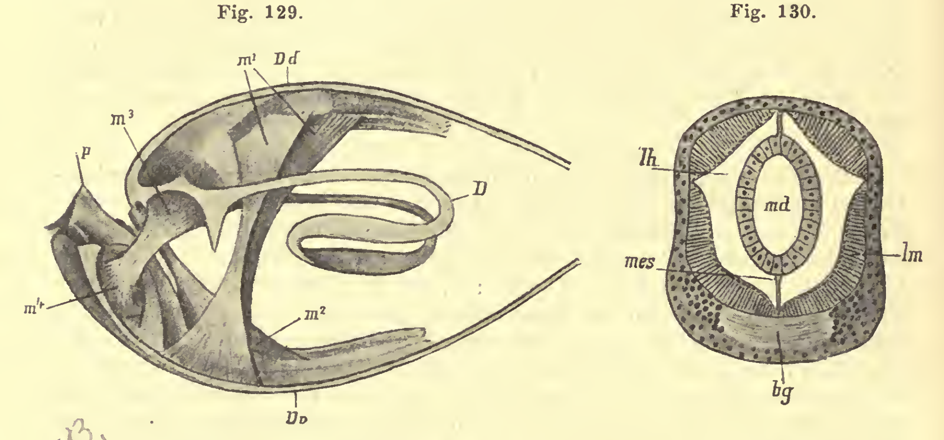


Fig. 129. **Präparat von Waldheimia flavescens** (nach Owen), von der rechten Seite gesehen, zur Demonstration der Muskulatur, des Stieles (*p*) und des Kalkgerüstes (*D*), welches zur Unterstützung der Arme dient. *Dd* dorsale, *Dv* ventrale Schalenklappe, m, m_2, m_3, m_4 Muskeln zum Oeffnen und Schliessen der Schale.

Fig. 130. **Querschnitt durch den Rumpf einer Sagitta** (nach O. Hertwig). *lh* Leibeshöhle, *mes* Mesenterium des Darmes, *md* Mitteldarm, *lm* Längsmuskulatur, *bg* Bauchganglion.

In Uebereinstimmung mit der hohen Beweglichkeit der pfeilschnell im Meer schwimmenden Chaetognathen ist der Hautmuskelschlauch bei ihnen sehr kräftig entwickelt. Doch fehlt ihm die Ringmuskelschicht. Die Längsmuskulatur (Fig. 130 *lm*) ist durch 4 longitudinale Unterbrechungsstreifen (2 laterale, ein medio-dorsaler und ein medio-ventraler) in 4 Felder eingetheilt (2 dorsale und 2 ventrale).

Wurmförmige Contractionen kommen (entsprechend dem Fehlen einer Ringmuskelschicht) nicht vor. Durch abwechselnde Contractionen der dorsalen und ventralen Muskulatur und unter Mitwirkung der horizontalen Flossen wird der elastische Körper vorwärtsgeschnellt. Die Aehnlichkeit in der Anordnung der Muskulatur mit derjenigen bei Nematoden war es vor allem, welche viele Zoologen veranlasste, die Chaetognathen zu den Nemathelminthen zu stellen.

Nur bei der Gattung Spadella findet sich, der ventralen Bauchmuskulatur nach der Leibeshöhle zu dicht anliegend, eine dünne Schicht transversaler Muskelfibrillen. Die Anordnung der Muskulatur erfährt im Kopfe der Chaetognathen eine bedeutende Complication. Die wichtigsten Kopfmuskeln sind diejenigen, welche zur Bewegung der Greifhaken dienen.

IV. Der Rüssel der Nemertinen und Acanthocephalen.

Diese Organe mögen zusammen besprochen werden, obschon sie wohl ganz unabhängig von einander entstanden und einander nicht homolog sind.

Am Rüsselapparat der Nemertinen (Fig. 131) unterscheiden wir folgende Hauptheile: 1. die Rüsselscheide, 2. den Rüssel, 3. den Rückziehmuskel des Rüssels.

Die Rüsselscheide (*rs*) liegt als ein allseitig geschlossenes Rohr über dem Darmkanal im Füllgewebe des Körpers. Ihre muskulösen Wandungen bestehen vorwiegend aus einer Ring- und einer Längsmuskelschicht. Die Rüsselscheide erstreckt sich mehr oder weniger weit nach hinten, oft bis in die Nähe des hintersten Körperendes.

Der Rüssel (*r*) ist ebenfalls ein cylindrisches Rohr. Er liegt im eingestülpten Zustande im Innern der Rüsselscheide. Der allseitig geschlossene Raum zwischen Rüsselscheide und Rüssel ist mit Flüssigkeit erfüllt. Die Wandungen der Rüsselscheide und des Rüssels verbinden sich unweit hinter dem vordersten Körperende miteinander. Von da

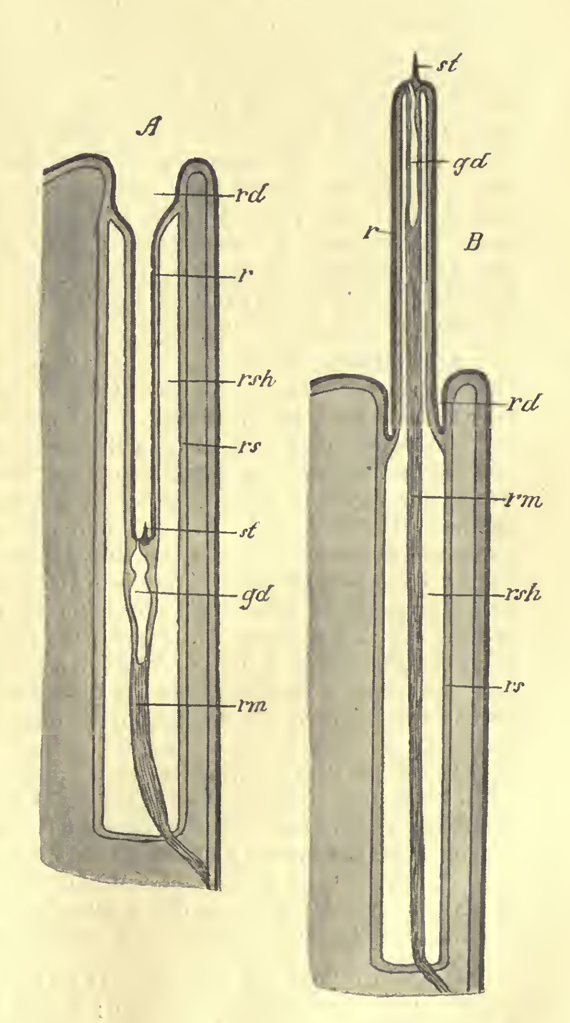


Fig. 131. Schematische Darstellung des Rüsselapparates der Nemertinen. *A* Bei zurückgezogenem, *B* bei ausgestülptem Rüssel. *r* Rüssel, *rs* Rüsselscheide, *rsh* Höhle der letztern, *st* Stachel, *gd* Giftdrüse, *rm* Rückziehmuskel, *rd* Rhynchodaeum.

erstreckt sich ein kurzes Rohr (Rhynchodaeum *rd*) bis an das vorderste Körperende, um hier, gewöhnlich getrennt von der Mundöffnung und dorsalwärts vor und über derselben, nach aussen zu münden. (Der ganze Rüsselapparat ist vollständig vom Darmkanal getrennt.) Wir gelangen also durch die äussere Oeffnung des Rhynchodaeums in die Höhle desselben, von dieser durch die Rüsselöffnung in die centrale Höhle des Rüssels, die hinten blind geschlossen ist. Die Wand des langgestreckten Rüssels ist äusserst muskulös mit zum Theil sehr complicirter und verschiedenartiger Anordnung der Muskulatur. Innen ist sie ausgekleidet von einem Epithelium, welches sich auf das Rhynchodaeum fortsetzt und an dessen äusserer Oeffnung in das äussere Körperepithel übergeht.

Am blinden hintern Ende des Rüssels inserirt sich ein Strang von Muskelfasern, der Retractor (*rm*) des Rüssels, der frei im Innern der Rüsselscheide bis an ihr hinteres Ende verläuft, ihre Wandungen durchbricht, um sich in der dorsalen Längsmuskulatur zu verlieren.

Der Rüssel kann aus der Rüsselscheide ausgestülpt werden. Dies geschieht wohl vornehmlich durch eine Contraction der muskulösen Wand der Rüsselscheide. Im ausgestülpten Zustande ragt der Rüssel als ein langer Schlauch am Kopfende vor, während das Rhynchodaeum in seiner Lage verharrt. Die innere Wand liegt dann aussen, die äussere Wand innen, das blinde hintere Ende an der vordersten Spitze des ausgestülpten Rüssels und sein Epithel stellt sich dann noch deutlicher als eine einfache Fortsetzung des äussern Körperepithels dar. Der vordere Theil des ausgespannten Retractors liegt dann in der centralen Höhle des Rüssels, in welche die Flüssigkeit der Rüsselscheide hineindringt. Durch Contraction des Retractors wird der Rüssel wieder zurückgestülpt.

Am blinden Ende des eingestülpten Rüssels findet sich bei den Hoplonemertinen ein in die Rüsselhöhle vorragender Stachel (*st*), seitlich davon meist kleinere, in Bildung begriffene Nebenstacheln. Diese Stacheln kommen beim völlig ausgestülpten Rüssel an sein vorderstes Ende zu liegen und ragen frei vor. In das blinde Ende des Rüssels mündet ferner sehr häufig der Ausführungsgang einer taschenförmigen Drüse (Giftdrüse) (*gd*), an deren hinterem Ende sich der Retractor anheftet. Bei den nicht bewaffneten Nemertinen liegen im Rüsselepithel zahlreiche stäbchenförmige Körper oder Nesselkapseln. Nur bei Amphiporus, Malacobdella und Geonemertes palaensis mündet die Rüsselöffnung von oben her in den Schlund, so dass der Rüssel durch den Mund ausgestülpt wird. Ueber die Funktion des Nemertinenrüssels, der bei Injurien meist so energisch ausgestülpt wird, dass er an seinem Insertionsrand am Rhynchodaeum abreisst, liegen wenige Beobachtungen vor. Er dient wahrscheinlich als Waffe zur Abwehr und zum Angriff.

Aehnliche Organe, wie der Rüsselapparat der Nemertinen, haben wir schon bei Plathelminthen kennen gelernt. Der Rüssel der Proboscidea (p. 147) unter den rhabdocoelen Turbellarien, der eine bleibend gewordene Einstülpung der vordersten Leibeswand darstellt, könnte möglicherweise dem Nemertinenrüssel homolog sein. Mit dem Rüsselapparat der Nemertinen stimmt ferner jeder einzelne der 4 Rüsselapparate der Tetrarhynchen unter den Cestoden in seiner Einrichtung ausserordentlich überein.

Der Rüsselapparat der Acanthocephalen (Fig. 173, p. 260) besteht aus folgenden Hauptheilen: 1. der Rüssel, 2. die Rüsselscheide, 3. der Rüsselretractor, 4. die Retractoren der Rüsselscheide, 5. die Retinacula.

Der Rüssel stellt im ausgestülpten Zustande das cylindrische oder conische, verjüngte, äusserlich mit zahlreichen Haken oder Stacheln bewaffnete Vorderende des Körpers dar. Die Rüsselscheide ist eine allseitig geschlossene, muskulöse Tasche mit doppelter Wandung. Sie setzt sich an der Basis des Rüssels an die Leibeswand an und ragt von da nach hinten in die Leibeshöhle hinein. Sie nimmt bei der Einstülpung des Rüssels dieses Organ in sich auf. Bei ihrer Contraction wird der Rüssel ausgestülpt. Der Rüsselretractor besteht aus Längsmuskeln, die, im Innern der Rüsselscheide verlaufend, sich einerseits an dem Grund (hintere Wand) der Rüsselscheide, anderseits an der Spitze des Rüssels anheften. Bei seiner Contraction wird der Rüssel eingestülpt. Der Rüsselretractor setzt sich am hintern Ende der Rüsselscheide in die beiden muskulösen Retractoren der Rüsselscheide fort, welche, der eine dorsal, der andere ventral, durch die Leibeshöhle verlaufen, um sich an dem Hautmuskelschlauch anzuheften. Diese Retractoren erhalten die Rüsselscheide in ihrer Lage. Am Grunde der Rüsselscheide entspringen ferner noch zwei bisweilen muskulöse Stränge, die Retinacula, welche seitlich durch die Leibeshöhle an die Leibeswand verlaufen und die hintern seitlichen Nervenstränge im Innern mit sich führen, die aus dem im Grunde der Rüsselscheide gelegenen Gehirnganglion ihren Ursprung nehmen.

V. Der Darmkanal.

Der Darmkanal ist bei den Würmern im Allgemeinen wohl entwickelt und mit einem After versehen. Nur bei den endoparasitischen Acanthocephalen ist jede Spur eines Darmkanales verschwunden. Auch bei den Männchen der Rotatorien und den Männchen gewisser Dinophilus-Arten ist der Darm mehr oder weniger vollständig rückgebildet. Der Darm der parasitisch in den Weibchen lebenden Zwergmännchen von Bonellia ist ohne Mund und After. Auch bei den geschlechtsreifen Gordiiden ist der Mund durch Ueberwucherung der Cuticula geschlossen. Ein After fehlt bei verschiedenen Nematoden, so bei den Mermithidae, bei Ichthyonema, bei Filaria medinensis. Bei der hermaphroditischen Generation von Allantonema mirabile ist der Darm ganz verkümmert. Eine mehr oder weniger weitgehende Verkümmerung desselben lässt sich auch bei anderen Nematoden nachweisen, z. B. Atractonema, Sphaerularia. Der Darm endigt blindgeschlossen bei den Testicardines unter den Brachiopoden und bei Asplanchna unter den Rotatorien. Alle diese Defekte und Rückbildungen stellen gegenüber dem wohlentwickelten, mit einem After ausgestatteten Darm ein abgeleitetes Verhalten dar. Meist lässt sich die Rückbildung noch ontogenetisch feststellen.

Die Wandungen des Darmes bestehen fast überall aus 2 Schichten, einer äussern Muskelschicht, die wir dem Hautmuskelschlauch gegenüber als Darmmuskelschlauch bezeichnen könnten, und einer innern, dem Darmlumen zugekehrten Epithelschicht.

Der Länge nach können wir am Darme, von ontogenetischen Gesichtspunkten ausgehend, drei Abschnitte unterscheiden, von denen uns die beiden ersten schon von manchen Coelenteraten und den Plathelminthen her bekannt sind. 1. Der Vorderdarm. Er geht hervor aus dem Stomodaeum der Larve oder des Embryo. Sein Epithel ist ectodermalen Ursprungs. Der Vorderdarm liefert vorzüglich verschie-

dene Einrichtungen zum Erfassen, Zerkleinern und Weiterbefördern der Nahrung (Pharynx, Kiefer, Zähne). 2. Der Mitteldarm, geht aus dem Mitteldarm (Mesenteron) der Larve hervor, sein Epithel ist entodermalen Ursprungs. Er bildet den verdauenden Hauptbestandtheil des Darmes. 3. Der Enddarm, meist kurz, oft kaum nachweisbar, geht aus dem Proctodaeum der Larve oder des Embryo hervor, sein Epithel stammt vom Ectoderm her. Er befördert die unverdaulichen Speisereste durch die Afteröffnung nach aussen. Wir wollen diese drei Abschnitte durch die Abtheilungen der Vermes hindurch gesondert besprechen.

A. Der Vorderdarm.

Der Vorderdarm wird bei den Nemertinen als Schlund oder Oesophagus bezeichnet. Von dem auf ihn folgenden Mitteldarm ist er vornehmlich durch die feinere Struktur seiner Wandungen unterschieden. Hie und da sind in ihn einmündende Drüsen, Speicheldrüsen, beobachtet. Besondere muskulöse Anschwellungen fehlen dem Nemertinenschlund, ein Mangel, der durch die Entwickelung eines gesonderten Rüsselapparates compensirt wird.

Der Schlund der Nematoden ist vom Mitteldarm immer deutlich abgesetzt und innen von einer kräftigen Cuticula, Fortsetzung der Cuticula der äussern Haut, ausgekleidet. Immer ist seine Muskelwand zu einem meist kugeligen oder eiförmigen Pharynx verdickt, der vornehmlich aus radiär zu seiner Achse gestellten Muskelfasern besteht. Der Mund liegt oft im Grunde einer verschieden gestalteten, mit harten Zähnen, Lippen, Papillen u. s. w. ausgestatteten Mundhöhle, und der Pharynx kann durch quere Einschnürungen selbst wieder in 2 hintereinander liegende Abschnitte zerfallen. Seltener sind in die Mundhöhle mündende Drüsenschläuche beobachtet worden.

Der Vorderdarm der Annulaten zeigt sehr verschiedenartige Einrichtungen. Schon bei den Hirudineen lassen sich zwei Typen unterscheiden. Bei den Rhynchobdelliden ist ein Pharyngealapparat entwickelt, der bis ins Einzelne mit demjenigen der Tricladen, Alloiocoelen und mancher Polycladen unter den Plathelminthen übereinstimmt. Der Mund führt in eine nach hinten gehende cylindrische Pharyngealtasche, an deren hinterm Grunde sich ein muskulöses cylindrisches Rohr, der Pharynx, erhebt, der nach vorn frei in die Pharyngealtasche hineinragt. Wir haben es also — nach der bei den Plathelminthen adoptirten Terminogie — mit einem röhrenförmigen Pharynx plicatus zu thun, der aus der Mundöffnung vorgestreckt, nicht ausgestülpt wird. Bei den Gnathobdelliden hingegen erscheint die Muskelwand des Schlundes selbst verdickt und sie springt in Form von meist drei Längsfalten oder Leisten in das Lumen vor. Diese Leisten sind oft sehr kräftig entwickelt (Kiefer) und an ihrer frei nach vorn vorspringenden Kante fein und spitz bezahnt (Kieferzähne). Der Gebrauch, den die Thiere von den Kiefern und Zähnchen machen, ist beim medizinischen Blutegel wohl bekannt. — Von der Wand des Pharynx strahlen reichliche und kräftige Muskelfasern in radiärer Richtung an die Leibeswand aus. In den Pharynx münden die Ausführungsgänge wohl entwickelter Speicheldrüsen.

Unter den Oligochaeten zeigt Aeolosoma ein sehr einfaches Verhalten. Der Vorderdarm beschränkt sich auf das Kopfsegment und bildet eine einheitliche Pharyngealhöhle mit schwach entwickelter Muskelwand. Bei allen übrigen Oligochaeten erstreckt sich der Vorderdarm durch mehrere Segmente hindurch und zerfällt durch eine quere Einschnürung in zwei Abschnitte, einen vordern, die Mundhöhle, und einen hintern, die Pharyngealhöhle oder -Tasche. Die dorsale Wand der Pharyngealhöhle verdickt sich fast immer recht beträchtlich und ragt in Form eines muskulösen, verschieden gestalteten Pharynx in die Pharyngealtasche vor. Der Pharynx ist durch Muskeln an die Leibeswand befestigt und kann meist zum Behufe der Nahrungsaufnahme unter gleichzeitiger Ausstülpung der Pharyngealtasche vorgestreckt werden. In die Pharyngealtasche können verschiedene Drüsen: Pharyngealdrüsen, Speicheldrüsen, Septaldrüsen, einmünden. Der auf die Pharyngealtasche folgende, gewöhnlich als Oesophagus bezeichnete Darmabschnitt der Oligochaeten gehört nach neueren ontogenetischen Untersuchungen zum (entodermalen) Mitteldarm und wird also später besprochen werden.

Fig. 132. Fig. 133.

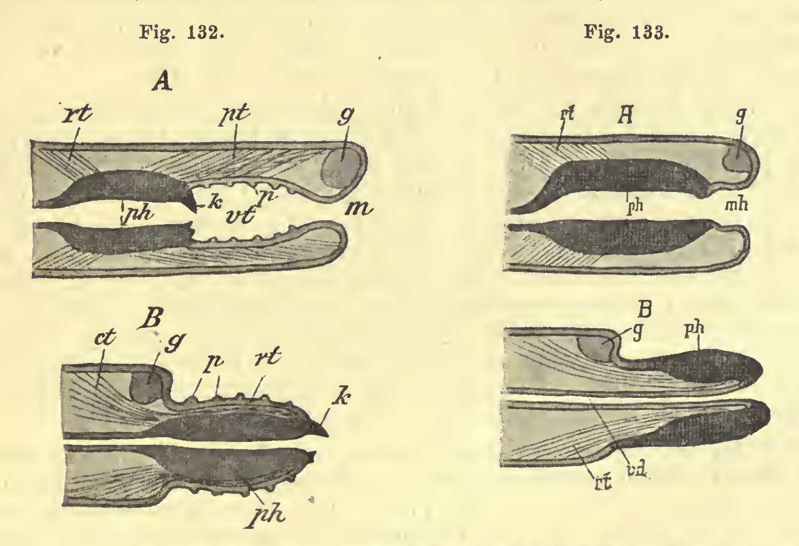


Fig. 132. **Schematische Darstellung des Pharyngealapparates eines Raubanneliden.** *g* Gehirn, *ph* Pharynx, *k* Kiefer, *m* Mund, *rt* Retractoren, *pt* Protractoren, *vt* vorderer weichhäutiger Theil des Pharyngealapparates, *p* Papillen desselben. *A* Pharyngealapparat im zurückgezogenen, *B* im ausgestülpten Zustande. Bei *B* bedeutet *ct* Retractoren, *rt* vorderer weich hautiger Theil des Pharyngealapparates.

Fig. 133. **Darstellung des Pharyngealapparates eines Anneliden,** 2. Schema. *g* Gehirn, *ph* Pharynx, *rt* Retractoren, *mh* Mundhöhle, *vd* Oesophagus. *A* Im zurückgezogenen, *B* im ausgestülpten Zustande.

Innerhalb der Polychaeten stossen wir wieder auf sehr verschiedene Gestaltungsverhältnisse des Vorderdarms. Bei den meisten tubicolen Formen stellt er einen kurzen, weichhäutigen, auf den Mund folgenden Abschnitt dar, der als Oesophagus bezeichnet wird. Bei Terebelliden trägt der Oesophagus einen ventralen muskulösen Anhang, den Schlundsack. Die grosse Mehrzahl der Polychaeten aber sind durch den Besitz eines Pharyngealapparates charakterisirt, der besonders bei den Errantia zu einer hohen Complikation gelangen und sich durch zahl-

reiche Segmente hindurch erstrecken kann. Im Ganzen und Grossen können wir 3 Modifikationen dieser Pharyngealapparate unterscheiden.

1. Der Pharyngealapparat besteht aus 2 Theilen. Der vordere Theil, in den der Mund führt, ist ein weichhäutiges Rohr, das innen häufig mit Papillen ausgestattet ist. Der hintere Theil ist durch die starke Entwickelung seiner Muskelschichten dickwandig und stellt den eigentlichen Pharynx (gewöhnlich Rüssel genannt) dar. Sein vorderes Ende trägt nach innen vorspringende Papillen oder einen kegelförmigen Fortsatz, oder ausserdem noch (Errantia) 2 harte chitinige Kiefer. Dieser Pharynx kann so vorgeschoben werden, dass sein vorderes bewaffnetes Ende frei nach aussen vortritt und er nunmehr an seiner ganzen Oberfläche von dem vorderen weichhäutigen Theile des Pharyngealapparates umgeben ist, dessen Papillen nach aussen zu liegen kommen. Der vordere weichhäutige Theil wird also nach aussen, wie ein Handschuhfinger, ausgestülpt, der eigentliche Pharynx folgt ihm durch Verschiebung nach. Die Ausstülpung erfolgt entweder durch einen Druck der perienterischen Flüssigkeit in Folge einer Contraction des Hautmuskelschlauchs oder durch die Contraction besonderer Protractoren des Pharynx. Die Rückstülpung erfolgt durch besondere Retractoren. Dies ist die verbreitetste Einrichtung des Pharyngealapparates (Fig. 132).

2. Der vordere weichhäutige Theil fehlt oder ist sehr schwach entwickelt. Der Mund führt also ziemlich direkt in den muskulösen Pharynx, der selbst ausgestülpt wird, so dass seine Innnenfläche am ausgestülpten Pharynx nach aussen zu liegen kommt (z. B. bei Capitelliden) (Fig. 133).

3. Der Pharyngealapparat besteht aus 2 übereinander liegenden Theilen, von denen der obere (Oesophagus) weniger muskulös ist und die Verbindung zwischen Mund und Darm herstellt, während der untere (Kieferträger) stark muskulöse, hinten blind geschlossene, vorn in den Oesophagus einmündende äusserst muskulös ist und in besondern Falten oder Taschen harte Kiefer trägt, die gewöhnlich in Mehrzahl vorhanden sind, bei vorgestülptem Pharynx frei zu Tage treten und gegen einander bewegt werden können (Euniciden) (Fig. 134).

Unter den sogenannten Archianneliden nähert sich Histriodrilus durch seinen mit Kiefern bewaffneten ventralen Pharyngealbulbus am meisten dem 3. Typus. Der Pharynx (Oesophagus) von Polygordius ist ausgezeichnet durch das Fehlen einer Muskelschicht und durch die starke Verdickung seiner epithelialen Wandung, welche nur in der ventralen Mittellinie sehr dünn ist. Unter dem Pharynx liegt eine dünnwandige, hinten blindgeschlossene, durch eine Längsspalte mit dem Pharynx communicirende Rinne. Bei Protodrilus mündet ganz vorn hinter der Mundöffnung in den sackförmigen, nicht muskulösen Oesophagus ein muskulöses, U-förmig gebogenes, unter dem Anfangstheil des Darmes liegendes Anhangsorgan. Polygordius und Protodrilus nähern sich also im Verhalten ihres Vorderdarmes den Terebelliden.

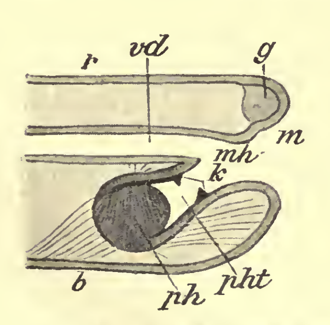


Fig. 134. **Drittes Schema des Pharyngealapparates eines Anneliden (Eunicide)**, im zurückgezogenen Zustande. *g* Gehirn, *vd* Oesophagus, *ph* Pharynx, *pht* Pharyngealtasche, *k* Kiefer, *mh* Mundhöhle, *m* Mund, *r* Rücken, *b* Bauch.

Die einen kräftigen muskulösen Pharynx besitzende Gattung Sternaspis ist dadurch

ausgezeichnet, dass die vordersten 7 Segmente des Körpers eingestülpt werden können.

Drüsen, die in verschiedene Theile des Pharyngealapparates einmünden können, sind bei zahlreichen Polychaeten beobachtet worden.

Bei den Echiuriden unterscheidet sich der Vorderdarm relativ wenig von dem Mitteldarm und er nimmt auch schon an der Bildung der Schlingen Theil, welche der Darmkrnal in der Leibeshöhle bildet. Man unterscheidet an ihm drei Abschnitte, von vorne nach hinten den Pharynx, den Oesophagus und den Kropf. Der Oesophagus ist es, an welchem die Muskelschicht besonders kräftig entwickelt ist. Es ist nicht sicher, ob irgend ein Theil des Vorderdarmes ausgestülpt werden kann. Die Nahrung wird jedenfalls durch den Kopflappen (Rüssel) erfasst und in dessen ventraler Rinne dem Munde zugeleitet.

Die Myzostomiden besitzen einen Pharyngealapparat, der nach dem Muster desjenigen der Rhynchobdelliden unter den Hirudineen gebaut ist. Am freien Ende des Pharynx finden sich tentakelartige Fortsätze.

Bei den Prosopygiern ist im Allgemeinen der Vorderdarm sehr kurz und nicht auffällig entwickelt. Dies steht offenbar in Uebereinstimmung mit der Art der Nahrungsaufnahme dieser meist festsitzenden Thiere, die durch besondere äussere Anhänge des Kopfes (Tentakel, Arme) vermittelt wird. (In ähnlicher Weise fanden wir bei den tubicolen oder schlammbewohnenden Chaetopoden, die mit einer Tentakelkrone oder einem Kopflappen versehen sind, den Pharyngealapparat viel schwächer entwickelt, als bei den übrigen Formen.) Unter den Sipunculaceen ist nur bei den Priapuliden ein wohlentwickelter Schlundkopf vorhanden, dessen innere Cuticula zahlreiche in das Lumen vorspringende Zähne bildet. Die Muskulatur ist sehr kräftig und besteht vorwiegend aus Ring- und Radiärmuskeln. Bei den Phoroniden, Bryozoen und Brachiopoden stellt der Vorderdarm das nur selten deutlich abgesetzte und mit einer Muscularis umgebene Verbindungsstück zwischen Mund und Magen dar, welches gewöhnlich als Oesophagus bezeichnet wird.

Bei den Rotatorien (Fig. 162, p. 246) führt der Mund zunächst in eine gewöhnlich bewimperte enge Mundhöhle (Schlund), an der sich nur selten eine äussere Muskelschicht nachweisen lässt. Auf die Mundhöhle folgt der deutlich abgesetzte Schlundkopf oder Pharynx, der mit chitinigen Kaustücken und kräftiger sie bewegender Muskulatur ausgestattet ist. Die Kaustücke bestehen aus einem mittleren Theil (Incus) und zwei seitlichen (Mallei), von denen jeder wieder aus zwei gelenkig mit einander verbundenen Stücken (Uncus und Manubrium) besteht. Mundhöhle und Pharynx dürften zusammen als Vorderdarm aufgefasst werden können. In den Pharynx münden bei verschiedenen Rotatorien Speicheldrüsen.

Der Vorderdarm der Gattung Dinophilus (Fig. 163, p. 247) erinnert durch sein ventrales muskulöses Anhangsorgan, dessen hohles Vorderende unmittelbar hinter dem Munde in den Schlund einmündet, auffallend an die bei den Archianneliden und Terebelloiden bestehenden Verhältnisse. Der bewimperte Vorderdarm selbst zerfällt wieder in

einen gestreckten vordern Schlund und in einen kurzen hintern Vormagen, in den 2 seitliche Speicheldrüsen einmünden.

Bei den Chaetognathen ist der sehr einfache, im Kopfe liegende Vorderdarm quer zusammengedrückt und aussen mit einer Muskelschicht ausgestattet, deren Fasern dorso-ventral verlaufen.

B. Der Mitteldarm.

Er geht aus dem entodermalen Mesenteron der Larve oder des Embryo hervor. Doch sind die Beziehungen der verschiedenen Darmabschnitte zum embryonalen Darm nur in wenigen Fällen sicher festgestellt, so dass die Abgrenzung des Mitteldarmes gegen den Vorder- und Hinterdarm vielfach eine willkürliche ist. Im Mitteldarmepithel finden sich allgemein zahlreiche Drüsenzellen.

Der Mitteldarm der Nemertinen durchzieht den ganzen Körper, gewöhnlich in gerader Linie, vom Oesophagus bis in die Nähe des Afters. Er liegt unter dem Rüssel. Meist ist er mit zahlreichen kurzen, unverästelten seitlichen Taschen oder Diverticula besetzt, die hie und da ziemlich regelmässig hinter einander liegen und so eine ähnliche Segmentirung des Darmes bedingen, wie sie bei Tricladen vorkommt. Bei den Hoplonemertinen entsendet der Darm vorn ein unpaares Divertikel unter den Oesophagus. Eine dem Mitteldarm eigene Muskulatur ist bis jetzt bei Nemertinen nicht nachgewiesen.

Der Mitteldarm von Malacobdella besitzt keine seitlichen Divertikel, dafür hat er einen geschlängelten Verlauf.

Auch bei den Nematoden nimmt der Mitteldarm einen geradlinigen Verlauf durch den Körper. Eine specielle Darmmuskulatur scheint überall zu fehlen.

Fig. 135. Fig. 136.

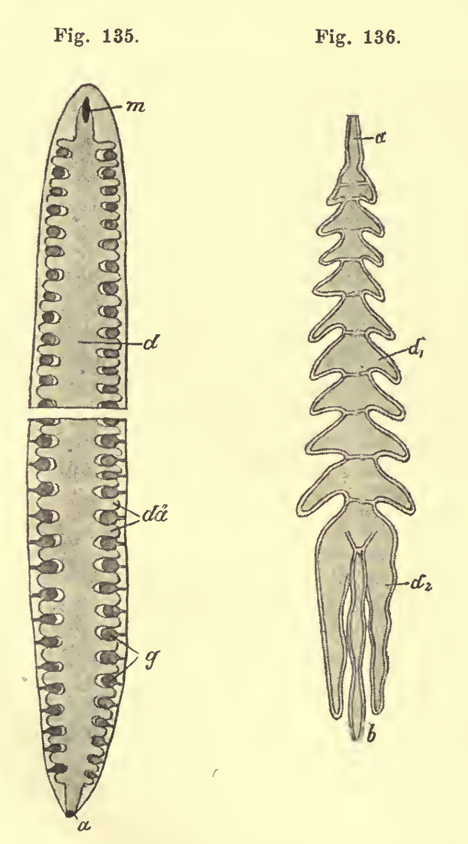


Fig. 135. **Darmkanal und Geschlechtsorgane einer Nemertine,** schematisch. *m* Mund, *a* After, *d* Darm, *dä* Darmdivertikel, *g* durch seitliche Poren nach aussen mündende Geschlechtsdrüsen.

Fig. 136. **Darmkanal von Hirudo medicinalis.** *a* Pharynx, *b* After, d_1 paarige Seitendivertikel des Mitteldarmes, d_2 hinterste, längere Divertikel.

Mit wenigen Ausnahmen verläuft auch der Mitteldarm der Annulaten geradlinig durch den Körper. Fast überall ist er äusserlich von einer Muskelschicht umgeben, die aus Ring- und Längsmuskelfasern besteht.

Der Mitteldarm der Hirudineen zeigt meist paarige, seitliche, segmental angeordnete Blindsäcke oder Divertikel, von denen das letzte Paar oft sehr lang ist und sich zu beiden Seiten des Enddarmes nach hinten erstreckt. Bisweilen erhält sich nur dieses letzte Paar von Divertikeln oder die Divertikel können auch ganz fehlen (z. B. Nephelis, Lumbricobdella).

Am Mitteldarm der Oligochaeten unterscheiden wir 2 Hauptabschnitte, den Oesophagus (der nach neueren Beobachtungen auch aus dem entodermalen Mesenteron hervorgeht) und den Magendarm. Der Oesophagus ist meist ein Rohr mit engem Lumen und schwachen Wandungen. Bei den landbewohnenden Oligochaeten und den Naidomorphen besitzt der Oesophagus in seinem Verlaufe eine (selten doppelte) muskulöse Anschwellung, den Muskelmagen. Ausserdem münden in den hintern Theil des Oesophagus der Lumbriciden und verwandten landbewohnenden Oligochaeten 3 Paar drüsige Seitentaschen, die als Kalkdrüsen oder MORREN'sche Drüsen bezeichnet werden.

Der ansehnliche Magendarm zeigt häufig an den Grenzen der aufeinanderfolgenden Segmente Einschnürungen. Bei den Lumbriciden wird die resorbirende Oberfläche des Magendarms dadurch vergrössert, dass seine dorsale Wandung sich der Länge nach in das Lumen des Darmes einstülpt und so ein in der dorsalen Mittellinie des Darmes gegen die Leibeshöhle zu gespaltenes Rohr, die Typhlosolis (Fig. 166, p. 251, *ty*), darstellt.

Auch am Mitteldarm der Polychaeten lässt sich meist ein kürzerer und engerer vorderer Abschnitt von dem hintern, weitern Magendarm unterscheiden. An der Grenze beider können besondere Drüsenschläuche einmünden, ähnlich den MORREN'schen Drüsen der Oligochaeten. Meist zeigt der Magendarm aufeinanderfolgende, an der Grenze der Segmente durch Einschnürungen getrennte, segmentale Anschwellungen. Oft verlängern sich diese Anschwellungen seitlich zu Blindsäcken, die besonders bei Aphroditeen und der eigenthümlichen Gattung Sphincter sehr lang und bei Aphrodite selbst wieder verästelt sind (Leberschläuche).

Bei Syllideen und Hesione münden in das Vorderende des Mitteldarmes (oder in das Hinterende des Vorderdarmes?) zwei seitliche Schläuche oder Säcke, welche sich mit Luft füllen können und ein schwimmblasenähnliches Organ darstellen. Der Mitteldarm verläuft im allgemeinen gestreckt, nur bei Chlorhaemiden, Amphicteniden und vor allem bei Sternaspis bildet er mehr oder weniger auffallende Windungen.

Ausgezeichnet sind die Capitelliden und einige Euniciden durch den Besitz eines ventral vom Mitteldarm verlaufenden **Nebendarmes,** der bei den Capitelliden vorn und hinten, bei den Euniciden, wie es scheint, nur vorn, in den Hauptdarm einmündet. Von den Einmündungsstellen erstrecken sich bei Capitella im Oesophagus und Enddarm ventrale Flimmerrinnen nach vorn resp. hinten. Im Nebendarm werden nie Nahrungsbestandtheile angetroffen, er hat wahrscheinlich eine respiratorische Funktion.

Bei den Echiuriden (Fig. 137) liegt der die Länge des Körpers um ein vielfaches überragende Mitteldarm in zahlreichen Schlingen und Windungen. Er besitzt einen ihm eng anliegenden Nebendarm, der vorn und hinten in eine longitudinale Wimperrinne des Hauptdarmes über-

geht und wohl mit Recht als eine vom Hauptdarm abgetrennte Strecke dieser Rinne betrachtet wird.

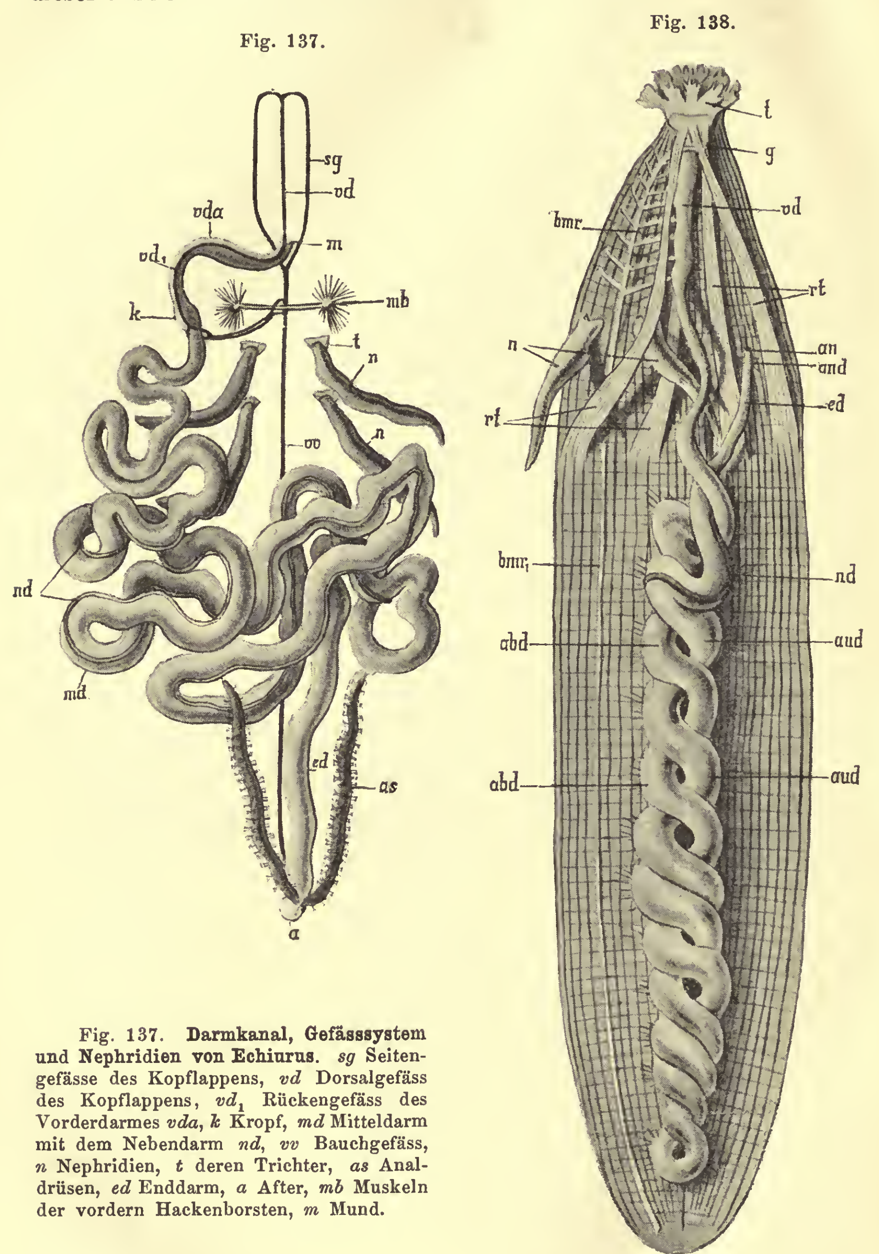


Fig. 137. **Darmkanal, Gefässsystem und Nephridien von Echiurus.** *sg* Seitengefässe des Kopflappens, *vd* Dorsalgefäss des Kopflappens, vd_1 Rückengefäss des Vorderdarmes *vda*, *k* Kropf, *md* Mitteldarm mit dem Nebendarm *nd*, *vv* Bauchgefäss, *n* Nephridien, *t* deren Trichter, *as* Analdrüsen, *ed* Enddarm, *a* After, *mb* Muskeln der vordern Hackenborsten, *m* Mund.

Fig. 138. **Anatomie von Sipunculus mit ausgestülptem Rüssel**, zum Theil nach Vogt und Jung. Der Körper ist der Länge nach aufgeschnitten. *t* Tentakel, *g* Gehirn, *vd* Vorderdarm, *rt* Rüsselretractoren, *n* Nephridien, *bmr* der im Rüssel liegende, frei in der Leibeshöhle verlaufende Theil des Bauchmarks, bmr_1 Bauchmark des Rumpfes, die ventrale Mittellinie markirend, *an* Anus, *and* Analdrüsen, *ed* Enddarm, *nd* Nebendarm, *abd* absteigender Schenkel, *aud* aufsteigender Schenkel des Mitteldarmes.

Der Mitteldarm der Myzostomiden (Fig. 176, p. 264) mit seinen verästelten, sich bis an den seitlichen Körperrand erstreckenden Darmdivertikeln erinnert sehr an den Mitteldarm der Annelidengattung Sphincter, deren Körper ebenfalls scheibenförmig verbreitert ist.

Während unter den Sipunculaceen der Mitteldarm bei den Priapuliden geradlinig den Körper durchzieht, bildet er bei den Sipunculiden (Fig. 138) im Rumpfe einen bis zum Hinterende des Körpers verlaufenden, absteigenden Schenkel, der dann umbiegt, um in einem aufsteigenden Schenkel nach vorn zu ziehen. Beide Schenkel umwinden einander und bilden eine Darmspirale. Im ganzen Verlaufe des Mitteldarmes verläuft eine Wimperrinne. Wo diese am hinteren Ende des Mitteldarmes aufhört, setzt sich an den Darm ein blindgeschlossenes, um das Ende des Mitteldarmes gewundenes Divertikel an, welches dem Nebendarm der Chaetopoden homolog sein dürfte.

In ähnlicher Weise wie bei den Sipunculaceen bildet der Darm bei Phoronis einen absteigenden und einen auf dessen Rückenseite aufsteigenden Schenkel.

Die Verhältnisse bei den Bryozoen (Fig. 139) schliessen sich eng an diejenigen der bis jetzt besprochenen Prosopygier an. Ein absteigender, meist vom Vorderdarm nicht scharf getrennter Darmschenkel führt in den erweiterten Magen, aus dem ein aufsteigender Schenkel entspringt, der in den Enddarm übergeht. Der Magen verlängert sich bisweilen in einen nach hinten gerichteten, ziemlich scharf abgegrenzten, blindgeschlossenen Sack.

Am Mitteldarm der Brachiopoden unterscheidet man einen vordern, erweiterten Abschnitt, den Magen, in den der Oesophagus einmündet, und einen sich an ihn anschliessenden engern Abschnitt, den Magendarm. Der Magen trägt ein oder mehrere Paare seitlicher Ausstülpungen, die sich

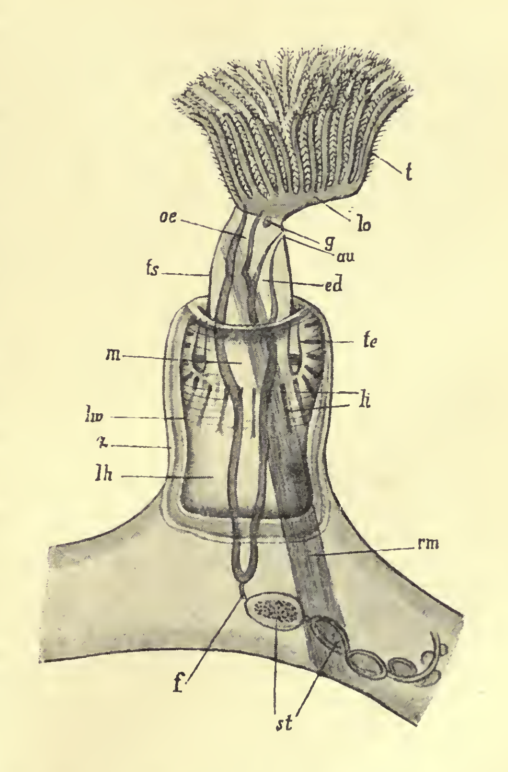


Fig. 139. Organisation einer Einzelperson von Plumatella repens mit vorgestreckter Tentakelkrone. *t* Tentakel, *lo* Lophophor oder Tentakelträger, *ts* Tentakelscheide (Leibeswand des Vorderkörpers), *te* beständig eingestülpter Theil der Tentakelscheide, *lw* hinterer, mit einer Cuticularhülle (Zelle *z*) bedeckter Theil der Leibeswand, *au* Anus, *ed* Enddarm, *li* muskulöse (?) Bänder, welche den eingestülpten Theil der Tentakelscheide an der Leibeswand befestigen, *rm* grosser Rückziehmuskel zum Zurückziehen der Tentakelkrone in die Zelle, *f* Funiculus, *st* Statoblasten, *m* Magen mit Magenblindsack, *lh* Leibeshöhle, *g* Gehirn.

verästeln und in voluminöse, drüsige Lappen zerfallen, die als Leber bezeichnet werden und den Magen von allen Seiten einhüllen. Der Magendarm bildet eine einfachere oder complicirtere Schlinge und verläuft dann nach hinten (Crania) oder biegt auf der einen Seite nach vorn um (übrige Ecardines) oder er endigt blind (Testicardines).

Bei Dinophilus (Fig. 163, p. 247) und den Rotatorien (Fig. 123, p. 184, Fig. 162, p. 246) bildet der Mitteldarm einen bei den Weibchen wohl entwickelten, schlauchförmigen Magen, der vom Vorder- und Enddarm gewöhnlich scharf abgesetzt ist. Das Epithel des Magens ist entweder selbst drüsig oder es münden in den Magen besondere, grosse Anhangsdrüsen ein. Eine Darmmuskulatur fehlt oder ist sehr schwach entwickelt.

Der Mitteldarm der Chaetognathen (Fig. 152, p. 226) durchzieht in geradlinigem Verlaufe, ohne seitliche Anhänge zu zeigen, die Rumpfhöhle des Körpers. Eine Muskelschicht fehlt.

C. Der Enddarm und der After.

Der Enddarm geht aus dem Proktodaeum der Larve hervor und bildet bei den Würmern ein häufig sehr kurzes, aber meist vom Mitteldarm deutlich abgesetztes Rohr, das durch den After nach aussen mündet und vielfach als Rectum bezeichnet wird. Der After mündet entweder gesondert für sich nach aussen oder es verbinden sich mit ihm die Ausmündungen anderer Organe des Körpers. Diese Vereinigung kommt dadurch zu Stande, dass sich der Bezirk der Körperwand, in welchem die betreffenden äussern Oeffnungen einander sehr genähert liegen, gruben- oder taschenförmig einsenkt und so eine Kloake darstellt, die nun durch eine neue, gemeinsame Oeffnung, die Kloakenöffnung, nach aussen mündet.

Zusammenlagerungen äusserer Mündungen innerer Organe und Einstülpungen des gemeinsamen Ausmündungsbezirkes sind im Thierreich sehr verbreitet. Zur Erläuterung seien nur wenige Fälle citirt. Bei vielen Plathelminthen können die ursprünglich getrennten männlichen und weiblichen Geschlechtsöffnungen an den Grund einer gemeinsamen Geschlechtskloake zu liegen kommen. Es kann sich sogar (z. B. bei Stylostomum unter den Polycladen und bei Prorhynchus unter den Rhabdocoelen) die männliche Geschlechtsöffnung mit dem Munde combiniren. Bei den Mesostomiden unter den Rhabdocoelen öffnen sich die sonst für sich an der Oberfläche des Körpers ausmündenden Längsstämme des Wassergefässsystems in die Pharyngealtasche, die ja selbst wieder eine Einstülpung der äusseren Körperwand (Stomodaeum) darstellt. Bei einzelnen Nemertinen können die sonst allgemein getrennten Rüssel- und Mundöffnungen sich mit einander vereinigen (Amphiporus, Malacobdella, Geonemertes palaenses).

Ich will nun dazu übergehen, die wichtigsten Combinationen der Afteröffnung der Würmer mit den äusseren Oeffnungen anderer Organe zu besprechen. Es giebt drei Arten solcher Combinationen.

1. Verbindung der Afteröffnung mit Mündungen der Nephridien oder Exkretionsorgane. Bei den Priapuliden münden die beiden zuerst als Exkretionsorgane, dann als Geschlechtsschläuche dienenden Analorgane in unmittelbarer Nähe des Afters nach aussen. Bei Sipunculus sind in den letzten Theil des Enddarmes einmün-

dende, wenig entwickelte Analdrüsen beobachtet, die vielleicht (?) den Analorganen der Priapuliden homolog sind. Bei den Echiuriden, die in mancher Beziehung eine vermittelnde Stellung zwischen Chaetopoden und Sipunculaceen einnehmen, münden die beiden Analdrüsen (Analnephridien) ebenfalls in den Enddarm. Auch bei den Rotatorien münden After und Nephridien in eine gemeinsame Kloake.

2. Verbindung der Afteröffnung mit Geschlechtsöffnungen. Bei den Nematodenmännchen mündet die männliche Geschlechtsöffnung, bei den Rotatorienweibchen die weibliche Geschlechtsöffnung mit dem After in eine gemeinsame Kloake. Es liegen also bei den Räderthieren After, Geschlechtsöffnung und Nephridialöffnung in einer gemeinsamen Kloake.

Die Lage des Afters und der Kloake. Der After hat bei den Nemertinen, Nematoden und Annulaten eine terminale Lage. Bei den Nematoden liegt er ventral etwas vom hintersten Körperende entfernt, bei den Annulaten meist dorsal, aber immer im letzten Segment mit Ausnahme von Notopygos, einem Polychaeten aus der Familie der Amphinomiden, wo er einige Segmente vom Hinterende entfernt auf dem Rücken liegt. Bei den Chaetognathen liegt er ventral an der Grenze zwischen Rumpf- und Schwanzregion, bei den Rotatorien dorsal an der Grenze zwischen Rumpf und Fuss. Bei festsitzenden, tubicolen Räderthieren ist er auf dem Rücken etwas nach vorne gerückt, so dass der Enddarm nach vorne umbiegt. — Die Prosopygier sind dadurch ausgezeichnet, dass der After auf der Rückenseite weit nach vorne gerückt ist, und zwar liegt er bei den Sipunculiden an der Grenze zwischen Rüssel und Rumpf, bei Phoronis und den Bryozoen ganz vorn auf dem Rücken, und zwar entweder (Ectoprocta) ausserhalb des Tentakelträgers, oder (Endoprocta) innerhalb desselben. Wo bei den Brachiopoden überhaupt eine Afteröffnung sich erhalten hat, liegt sie rechts vorne neben dem Mund. — Doch giebt es auch einzelne Ausnahmen von der allgemeinen für die Prosopygier geltenden Regel. Bei den Priapuliden und bei der Brachiopodengattung Crania liegt der After hinten.

VI. Die Leibeshöhle, die sie quer durchsetzende Muskulatur, die Dissepimente und Mesenterien.

Bei den Nemertinen kann man noch nicht von einer Leibeshöhle (Coelom) sprechen. Abgesehen von dem Bindegewebe, welches sich zwischen die Muskeln des Hautmuskelschlauches hineindrängt, ist der Raum zwischen Darm und Hautmuskelschlauch überall von einem gallertigen Gewebe erfüllt, das dem Gallertgewebe der Coelenteraten und dem Parenchym der Plathelminthen morphologisch gleichwerthig sein dürfte. In dieses Gallertgewebe sind die verschiedenen Organe: Geschlechtsdrüsen, Blutgefässe, Nephridien, eingebettet. Dorsoventrale Muskelfasern durchsetzen dasselbe vom Rücken zum Bauch und bilden 1. um den Darm auseinanderweichend, eine Art Muskulatur desselben und 2. zwischen den Darmdivertikeln hindurchtretend, eine Art diese Divertikel trennender Muskelsepten, die, genau wie die Divertikel selbst, mehr oder weniger regelmässig hintereinander liegen und ganz an die Septen erinnern, welche zwischen den Gastrokanälen der Plathelminthen entwickelt sind.

Bei den Nemathelminthen findet sich eine sehr geräumige mit Leibesflüssigkeit erfüllte Leibeshöhle, welche bei den Nematoden den ganzen Raum zwischen Hautmuskelschlauch und Darm einnimmt und bei den Acanthocephalen, wo ein Darm fehlt, den ganzen vom Hautmuskelschlauch umschlossenen Binnenraum des Körpers darstellt. In ihr liegen, allseitig von der Leibesflüssigkeit gebadet, die Geschlechtsorgane und bei den Acanthocephalen ausserdem noch die Lemnisci. Bei letztern sind die Geschlechtsorgane durch ein muskulöses Band oder Ligament mit dem hintern Ende der Rüsselscheide und ausserdem noch durch seitliche Muskelbänder am Hautmuskelschlauch befestigt. Die Leibeshöhle der Nemathelminthen ist nicht von einem besondern Epithel (Endothel) ausgekleidet, sondern sie wird direkt nach aussen von der Körpermuskulatur, nach innen von den Darmwandungen begrenzt.

Eine ganz isolirte Stellung innerhalb der Nemathelminthen nehmen, wie in so manchen andern Organisationsverhältnissen, so auch im morphologischen Verhalten des Coeloms, die Gordiiden ein. Bei noch nicht völlig geschlechtsreifen Thieren finden wir zwischen Darm und Leibeswand eine ansehnliche Zellmasse, welche zur Zeit der Entwickelung der Geschlechtsdrüsen zum grossen Theil verschwindet und wahrscheinlich als Material zur Ernährung derselben verwendet wird. Wir finden dann an Stelle der Zellmasse eine geräumige Leibeshöhle, die aber im Gegensatz zu den übrigen Nemathelminthen allseitig von einem dem Hautmuskeschlauch innen anliegenden, oft mehrschichtigen Epithel ausgekleidet ist (Fig. 171, p. 258), das wir im Gegensatz zum Epithel des Darmkanals und zum äussern Körperepithel ein für alle Mal als Peritoneal-Endothel bezeichnen. Dieses Endothel bildet in der Medianebene des Körpers eine Scheidewand, welche am Darme in zwei Lamellen auseinanderweichend, diesen zwischen sich fasst. Die beiden Lamellen gehen zu beiden Seiten des ventralen medianen Nervenstranges in das Endothel der Leibeswand über. Durch das besondere Verhalten dieser Scheidewand (Mesenterium) wird die Leibeshöhle in 3 Hauptkammern eingetheilt: in zwei seitliche und in eine unpaare ventrale, in welcher der Darm verläuft. Wir werden später noch, bei Besprechung der Geschlechtsorgane, auf weitere Eigenthümlichkeiten dieses Mesenteriums zurückkommen.

Das Vorhandensein eines Endothels und eines dorsoventralen medianen Mesenteriums trägt dazu bei, die Gordiiden den höheren Würmern zu nähern, und stützt die Ansicht, nach welcher die Gordiiden als durch Parasitismus degenerirte höhere Würmer, wahrscheinlich Annulaten, aufzufassen sind.

Ueber das, was bei den Hirudineen unter den Annulaten als Leibeshöhle aufgefasst werden kann, herrscht noch nicht hinreichende Klarheit. Der Raum zwischen Darm und Leibeswand wird von einem Bindegewebe oder Parenchym erfüllt, dessen Elemente die verschiedenartigsten Umbildungen erleiden. Sie werden zu Pigmentzellen, zu Fettzellen, zu Fasern. Durch Verflüssigung des Inhaltes benachbarter Zellen entstehen Blutgefässe, Bluträume. Die Gesammtmasse von Bindegewebselementen ist bei den Gnathobdelliden stärker entwickelt als bei den Rhynchobdelliden. In der letzteren Abtheilung wird ein zusammenhängendes System von Blutsinussen, deren Wandung nicht muskulös, aber mit einem Endothel ausgekleidet sind, und in welchem das Centralnervensystem liegt, als wenig entwickelte oder als reducirte Leibeshöhle aufgefasst. Bei den Gnathobdelliden soll der das Bauchmark einhüllende ventrale Sinus

und seine sich um die Schlundcommissuren und das Gehirn erstreckende Verlängerung eine solche reducirte Leibeshöhle darstellen. Dieser Sinus ist aber nicht von einem Endothel ausgekleidet. Was die Entscheidung der Frage, ob und welche Theile des gesammten Lücken-, Kanal- und Sinussystems als Leibeshöhle aufgefasst werden müssen, erschwert, ist hauptsächlich die Thatsache, dass bei allen Hirudineen das Blutgefässsystem mit den Sinussen in offener Communikation steht. Die Sinusse sind von einer Flüssigkeit erfüllt, welche bei den Rhynchobdelliden farblose Blutkörperchen enthält.

In dorsoventraler Richtung verlaufen durch das Körperparenchym Muskelfasern, die, an beiden Enden verästelt, sich an die dorsale und ventrale Leibeswand anheften. Im Bereiche der Darmdivertikel bilden sie zwischen diesen liegende Muskeldissepimente, die in ihrer Anordnung an das Verhalten der Dissepimente bei Nemertinen und Turbellarien erinnern und entsprechend der metameren Anordnung dieser Divertikel selbst metamer angeordnet sind.

Für die Chaetopoden lässt sich ein allgemeines morphologisches Schema der Leibeshöhle aufstellen, das freilich in den einzelnen Abtheilungen oft beträchtliche Modifikationen erfährt. Zwischen Darm und Leibeswand existirt überall eine mit Leibesflüssigkeit erfüllte Leibeshöhle, die vom Blutgefässsystem vollständig gesondert ist. Die Leibeshöhle ist in folgender Weise gegliedert. Ein dorsales Mesenterium, welches den Darm mit der dorsalen Mittellinie, und ein ventrales Mesenterium, welches ihn mit der ventralen Mittellinie der Leibeswand verbindet, theilt die Leibeshöhle in 2 seitliche Kammern, eine rechte und eine linke.

Muskulöse Scheidewände, Septen oder Dissepimente, den Disepimenten der Turbellarien, Nemertinen und Hirudineen vergleichbar, trennen die Leibeshöhle in ebenso viele hintereinanderliegende Kammern, als Segmente vorhanden sind. Diese queren Scheidewände durchsetzen die Leibeshöhle immer an der Grenze zwischen zwei aufeinanderfolgenden Segmenten. Sie werden von denjenigen in der Längsrichtung des Körpers verlaufenden Organen durchbohrt, welche sich auf mehrere oder alle Segmente erstrecken, also vom Darmkanal, von den Blutgefässen und von den Nephridien. Die Septen sind es, welche am Darme die intersegmentalen Einschnürungen hervorbringen. Die aufeinanderfolgenden Kammern der Leibeshöhle sind wohl selten durch die Septen vollständig von einander getrennt, meist besitzen die Septen lochartige Durchbrechungen, durch welche hindurch eine freie Communikation der Leibesflüssigkeit zwischen den aufeinanderfolgenden Kammern der Leibeshöhle möglich ist.

Alle Wandungen der Leibeshöhle und der in ihr liegenden Organe sind von einem Peritoneal-Endothel ausgekleidet, das die verschiedenartigsten Modifikationen erleidet. Das Endothel der Leibeswand bezeichnet man als parietales, das Endothel des Darmes als viscerales Blatt.

Peritonealzellen mit bestimmten exkretorischen Funktionen sind die Chloragogenzellen, dieselben sind besonders bei Oligochaeten stark ausgebildet und sitzen dem Rückengefäss und dessen Verzweigungen, besonders dem den Darm umspinnenden Blutgefässnetz auf. Die aus dem venösen Blut entnommenen Exkrete liegen in diesen Chloragogenzellen in Form brauner Körnchen und gelangen höchst wahrscheinlich dadurch nach aussen, dass die Chloragogenzellen sich loslösen, allmählich zu Grunde

gehend in der Leibeshöhle flottiren und von den Nephridien nach aussen befördert werden. Auch bei den Polychaeten finden sich solche Zellen vor. Es vermögen indess wahrscheinlich die Ausscheidungsorgane die Exkretionsstoffe auch direkt aus dem Blute, und zwar aus dem die Nierenschläuche umspinnenden Gefässnetz zu beziehen.

Im Einzelnen erfährt die Gliederung der Leibeshöhle die verschiedensten Modifikationen. Die Dissepimente können in grossen Leibesregionen verkümmern oder ganz verschwinden, so dass aufeinanderfolgende Kammern der Leibeshöhle zusammenfliessen. Hauptsächlich da, wo ein vorstülpbarer Rüssel entwickelt ist, erfahren die Segmente, durch die sich dieser erstreckt, eine Reduktion ihrer Dissepimente. Dissepimente und Mesenterien sind meist auch da, wo im erwachsenen Zustande starke Umbildungen eingetreten sind, in der Jugend typisch entwickelt.

Die Mesenterien können sich auf isolirte Verbindungsbänder reduciren, welche den Darm an der Körperwand befestigen, und diese können auch nur in beschränkten Körperbezirken entwickelt sein. Anderseits kann die Leibeshöhle (hauptsächlich bei Polychaeten) noch eine reichere Gliederung erfahren. Häufig scheidet nämlich eine unter dem Darm verlaufende quere Membran, die sich jederseits neben dem Bauchmark an die Leibeswand ansetzt, die Leibeshöhle in eine paarige obere Kammer (Darmkammer) und in eine untere Kammer (Bauchmarkkammer), in welcher das Bauchmark verläuft. In dorsoventraler Richtung, von beiden Seiten der ventralen Mittellinie schief nach aussen und oben durchziehen den Körper ferner oft noch zwei seitliche Lamellen, welche von der Leibeshöhle zwei seitliche Höhlungen abgrenzen, die man als Nierenkammern bezeichnen kann, da sie gewöhnlich den grössten Theil der Nephridien bergen. Diese Lamellen schliessen transversale Muskelfasern ein (Fig. 159, p. 237).

Communikationen zwischen der Leibeshöhle und der Aussenwelt kommen in doppelter Weise zu Stande. Erstens durch die später zu besprechenden Nephridialkanäle, die ursprünglich paarig in jedem Segment vorkommen, und zweitens durch die Rückenporen. Diese sind mit Sicherheit bei den Lumbriciden und verwandten landbewohnenden Oligochaeten beobachtet und stellen medio-dorsale Durchbrechungen der Leibeswand dar, welche am vordern Ende eines jeden Segmentes liegen. Am Kopfsegment und an einer bestimmten Anzahl darauf folgender vorderster Segmente fehlen sie.

Nach einigen Autoren sollen Rückenporen auch bei Enchytraeiden und Kopfporen, welche in die Kopfhöhle führen, bei sehr verschiedenen Oligochaetenfamilien vorkommen. Doch wird dieses Vorkommen neuerdings wieder bestritten.

Die Dissepimente erfahren besonders im Körper derjenigen Chaetopoden eine auffallende Reduktion, bei denen der Darmkanal Schlingen bildet und die Segmentation des Körpers mehr oder weniger verwischt ist: Chloraemiden, Sternaspiden, Echiuriden. Es kommt dann eine grosse geräumige Leibeshöhle des Körpers zu Stande. Bei den Capitelliden wird das Fehlen eines gesonderten Blutgefässsystems durch eine auffallend stark ausgebildete Gliederung der Leibeshöhle aufgewogen.

Es ist zur Zeit noch nicht möglich, eine sicher begründete Ansicht über den phylogenetischen Ursprung der Leibeshöhle der Würmer und überhaupt der höhern Metazoen zu äussern, und es ist ebensowenig möglich, festzustellen, inwieweit die als Leibeshöhle bezeichneten Hohlräume des Körpers bei den verschiedenen Abtheilungen der Würmer homolog sind. Bei den Annulaten und vielen andern höhern Thieren weiss man schon

lange, dass bestimmte Stellen des Peritoneal-Epithels die Bildungsstätten der Geschlechtsprodukte sind. Man ist deshalb berechtigt, die Frage aufzustellen, ob nicht diejenigen Organe niederer acölomer Würmer, aus deren Keimepithel sich die Geschlechtsprodukte bilden, d. h. die Ovarien und Hoden, den Kammern der Leibeshöhle (Coelom) höherer Würmer entsprechen, aus deren Endothel-Ueberzug an localisirten Stellen die Geschlechtsprodukte hervorgehen.

Bei den Myzostomiden fehlt ein mit Leibesflüssigkeit gefüllter Hohlraum. Die zwischen Darm und Leibeswand befindlichen Organe, vor allem die Geschlechtsorgane, sind in ein bindegewebiges Körperparenchym eingebettet. Immerhin bleibt die Frage, zu entscheiden, ob nicht die Räume, in denen die Geschlechtsprodukte liegen, der Leibeshöhle anderer Würmer entsprechen. — Dorsoventrale Muskelfasern verlaufen durch das Parenchym hindurch und bilden, ähnlich wie bei Hirudineen, Nemertinen und Turbellarien, eine Art Muskelsepten, zwischen die sich, den Zwischenräumen zwischen den Geschlechtsorganen und Darmdivertikeln entsprechend, vom Rande her secundäre Muskelsepten einschieben. In der Mittelregion des Körpers lassen die Septen einen ansehnlichen Raum frei, in welchem der Darm, dorsalwärts über ihm der Uterus und ventralwärts die Ganglienmasse des Bauchmarkes liegt.

In der Gliederung der Leibeshöhle schliessen sich die Chaetognathen eng an die Chaetopoden an. Die Leibeshöhle ist durch zwei Dissepimente in drei hintereinanderliegende Kammern getheilt. Das erste Dissepiment liegt an der Grenze zwischen Kopf und Rumpf, das zweite zwischen Rumpf und Schwanz, die 3 durch diese Septen getrennten Kammern sind die Kopf-, Rumpf- und Schwanzhöhle. Der Darmkanal trennt die Kopf- und Rumpfhöhle in zwei seitliche Theile, in der Rumpfhöhle ist der Darm oft durch ein dorsales und ventrales Mesenterium an der Leibeswand befestigt und ein solches dorsoventrales, in der Medianebene liegendes Mesenterium kommt auch in der Schwanzhöhle vor, obschon hier der Darm fehlt. Ein parietales und viscerales Blatt des Peritoneal-Endothels ist vorhanden und dieses setzt sich auch auf die Mesenterien und Dissepimente fort, deren wichtigsten Bestandtheil es bildet, da sie nicht mit Muskeln ausgestattet sind.

Die Leibeshöhle der Prosopygier zeigt ein sehr verschiedenes Verhalten. Diejenige der Sipunculaceen ist gross und geräumig, wie bei Echiuriden; Dissepimente fehlen. Der Darm ist bei den Sipunculiden durch zarte Mesenterialstränge an der Leibeswand befestigt, die bei den Priapuliden fehlen. Die Leibeshöhle setzt sich in den Schwanzanhang von Priapulus fort. Der Peritoneal-Ueberzug des Darmes ist bei Sipunculiden in grosser Ausdehnung bewimpert. Dem Darm entlang verläuft, ähnlich wie bei Echiuriden, ein Längsmuskelband. Die Leibesflüssigkeit enthält gewöhnlich amöboide Lymphzellen, ausserdem flottiren in ihr bei den Sipunculiden die Geschlechtsprodukte und verschiedene eigenthümliche Körper, über deren Bedeutung man noch nicht im Klaren ist. Auch bei Phoronis ist die Leibeshöhle wohl entwickelt und allseitig von einem Peritoneal-Endothel ausgekleidet. Am vordersten Körperende findet sich ein Septum, welches die Höhle des Kopflappens und der Tentakel von der Leibeshöhle des Körpers trennt. Der Darm ist von vorn bis hinten durch ein ventrales Mesenterium an der Leibeswand befestigt, das an dem nach vorn zum After aufsteigenden Darmschenkel zu einem dorsalen Mesenterium wird. Ausserdem ist der absteigende Darmschenkel durch zwei seitliche Mesenterien mit der Leibeswand ver-

bunden. Unter den Bryozoen ist die Leibeshöhle bei den Pterobranchiern und Endoprocten äusserst reducirt, bei den Ectoprocten wohl entwickelt. Sie setzt sich in die Tentakel fort, und ist von einem, wenigstens bei Süsswasserbryozoen nachweisbaren, oft bewimperten Endothel ausgekleidet. Der Darm ist allseitig durch Fasern an der Leibeswand befestigt, die man für muskulös hält. Der Magenblindsack ist ausserdem durch einen stärkeren, nicht muskulösen Strang, den Funiculus, an der hintern Leibeswand aufgehängt. Bei Paludicella kommt noch ein zweiter Funiculus vor. Die die Eingeweide bergende Leibeshöhle der Brachiopoden ist von einem oft in grosser Ausdehnung bewimperten Endothel ausgekleidet. Der Darmkanal ist durch ein mehr oder minder completes dorsoventrales Mesenterium an der Leibeswand befestigt, welches da, wo es complet ist (z. B. bei Crania) die Leibeshöhle in 2 seitliche Hälften theilt. Häufig kommen daneben noch seitliche Membranen oder Bänder vor, welche den Darm an der Leibeswand befestigen: ein Gastroparietalband im Bereich des Magens, und ein Ileoparietalband im Bereich des Enddarms. Diese Bänder sind mit Septen verglichen worden, welche auf eine ursprüngliche Zusammensetzung des Brachiopodenkörpers aus drei Segmenten hinweisen, eine Auffassung, die noch durch andere anatomische und ontogenetische Thatsachen gestützt wird. Die Leibeshöhle setzt sich bei Brachiopoden in Hohlräume des Mantels fort.

Ein endothelialer Ueberzug konnte an der Leibeshöhle von Rotatorien und Dinophilus bis anhin nicht nachgewiesen werden. Deutliche Mesenterien und Septen fehlen. Feine, bindegewebige Fasern verbinden hie und da die in der Leibeshöhle liegenden Organe mit der Leibeswand, ohne eine constante Anordnung erkennen zu lassen.

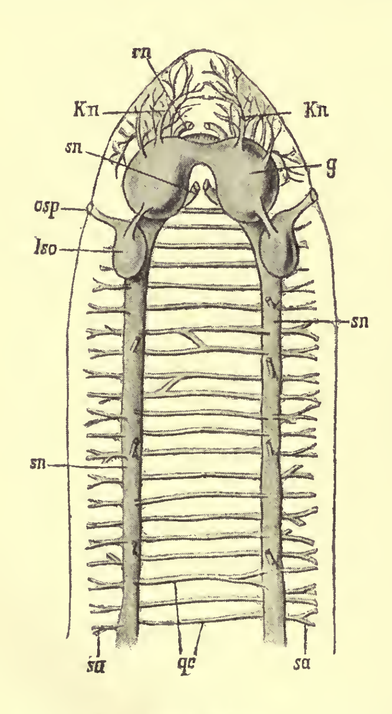


Fig. 140. **Nervensystem im vordern Körpertheil [einer Nemertine (Drepanophoru- Lankesteri) (nach Hubrecht).** *g* Gehirnganglien, *osp* Oeffnung der Seitenorgane (Seitens spalten), *lso* Gehirnlobus der Seitenorgane, *rn* Anfangsstücke der Rüsselnerven, *Kn* Kopfnerven, *sn* Anfangsstücke der Schlundnerven, *sn* (weiter unten) seitliche Längsstämme, *qc* Quercommissuren zwischen denselben, *sa* Seitenäste der Längsstämme.

VII. Das Nervensystem.

Nemertinen (Fig. 140, 141). Das Centralnervensystem besteht aus dem vor oder über dem Oesophagus, unter dem Anfangstheil des Rüsselapparates gelegenen Gehirn und zwei von ihm abgehenden, in den Seitentheilen des Körpers verlaufenden, häufig etwas der Bauchseite genäherten Längsstämmen, die in der Gegend des Afters endigen, oder unmittelbar vor dem After über dem Enddarm in einander übergehen. Das Gehirn besteht aus zwei seitlichen, durch eine Quercommissur

verbundenen, kräftigen Ganglien, die ausserdem noch durch eine über dem Rüssel verlaufende Commissur verbunden sind, so dass der Rüssel an seinem vorderen Ende von einem Nervenring umgeben ist. Jedes Gehirnganglion trägt, gewöhnlich hinten, selten seitlich oder vorn einen meist scharf abgegrenzten Lappen, welcher zu den Seitenspalten (Wimperorganen, Geruchsorganen) des Kopfes in Beziehungen tritt, die später besprochen werden sollen. Wir wollen diese Lappen als Riechlappen bezeichnen. Sie liegen gewöhnlich über den Anfangstheilen der Seitennerven. Vom Gehirn gehen verschiedene Nerven nach vorn an die Kopfspitze, an die Augen u. s. w. Besondere Nerven innerviren den Oesophagus und den Rüssel. Bei Palaeo- und Schizonemertinen kommt zwischen der Längs- und Ringmuskelschicht eine continuirliche Nervenscheide (Nervenplexus) vor, welche in die Längsstämme einmündet. In der dorsalen Mittellinie

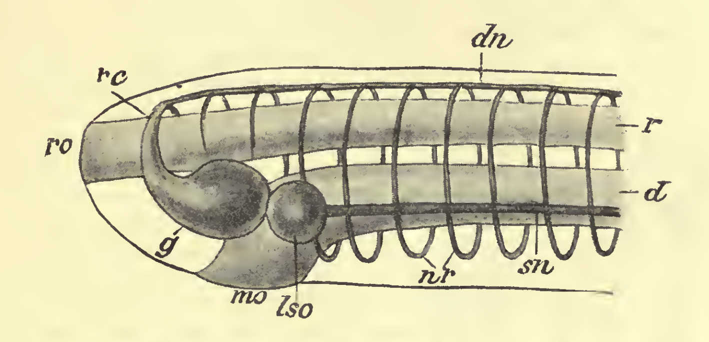


Fig. 141. **Vorderes Körperende einer Nemertine von der Seite, schematisch (zum Theil nach Hubrecht).** *g* Gehirn, *rc* Rüsselcommissur, *dn* medio-dorsaler Nerv, *lso* Gehirnlappen des Seitenorganes, *sn* Seitennerv, *mo* Mund, *r* Rüssel, *d* Darm, *nr* Nervenringe, Commissuren zwischen Seitennerven und medio-dorsalem Nerven, *ro* Rüsselöffnung.

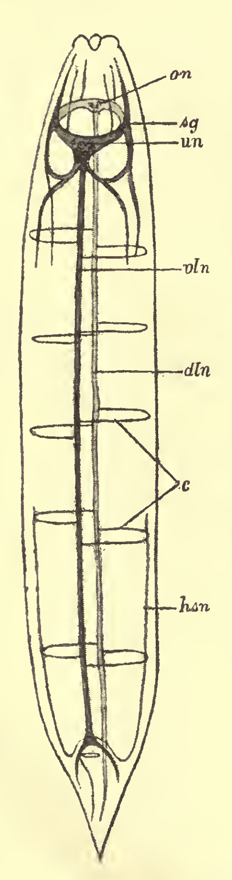
verläuft häufig ein Nerv, der vorn aus der dorsalen Gehirncommissur entspringt; unter ihm lässt sich mitunter noch ein zweiter dorso-medianer Nerv, der Rüsselscheidennerv, beobachten. In der allgemeinen Nervenscheide, von welcher aus der Hautmuskelschlauch innervirt wird, lassen sich schon bei Schizonemertinen dickere Stränge beobachten, welche ringförmige Commissuren zwischen den drei in der Längsrichtung verlaufenden Hauptnerven bilden. Bei Hoplonemertinen fehlt die Nervenscheide, die Commissuren verlaufen isolirt und zeigen bisweilen eine ausgesprochen metamerische Anordnung.

Im ganzen Aufbau des Nervensystems lässt sich eine beträchtliche Uebereinstimmung mit Plathelminthen (Polycladen, Tricladen, Trematoden) nicht verkennen. Das Gehirn und die Längsstämme der Nemertinen entsprechen dem Gehirn und den ventralen Längsstämmen der Plathelminthen. Ob der unpaare dorso-mediane Längsnerv der Nemertinen den beiden dorsalen Längsnerven der Plathelminthen entspricht, lässt sich bis jetzt noch nicht feststellen. Die Längsstämme (und auch das Gehirn) liegen entweder in der Tiefe des Epithels oder unmittelbar unter demselben (z. B. bei Carinina, Carinella) oder sie sind der Muskulatur der Leibeswand eingebettet (z. B. bei Cephalothrix, Cerebratulus) oder sie liegen auf der Innenseite der Leibesmuskulatur (z. B. Amphiporus).

Bei Malacobdella wurden früher Ganglienanschwellungen im Verlaufe der Längsstämme beschrieben, die in Wirklichkeit nicht existiren.

Nemathelminthen. Das Nervensystem der Nematoden (Fig. 142) besteht aus einem den Schlund umgebenden Ring, dessen Seitentheile oft zu einem Ganglion anschwellen. Aus dem Ring entspringt ein dorsaler und ein ventraler Längsnerv, die in den betreffenden Mittellinien bis an das hintere Körperende verlaufen. Die beiden Nerven sind durch Quercommissuren, welche unter der Cuticula ausserhalb der Muskulatur verlaufen, mit einander verbunden. Freilich brauchen sich die Quercommissuren der rechten und linken Körperseite nicht genau zu entsprechen. Vom Schlundring gehen zahlreichere Nerven nach vorn gegen die Kopfspitze.

Man hat versucht, das Nervensystem der Nematoden in folgender Weise auf das der Plathelminthen zurückzuführen. Durch Vereinigung der dorsalen Längsstämme in der Mittellinie entstand der medio-dorsale Nerv der Nematoden, durch Vereinigung der ventralen der medio-ventrale Nerv, der bei jungen Ascariden und bei einem Plectus noch deutlich paarig ist. Die dorsale Hälfte des Schlundringes der Nematoden entspricht dem Gehirn der Plathelminthen mit seinen oft deutlichen seitlichen Anschwellungen. Die ventrale Hälfte des Schlundringes entspricht den in der Gegend des Schlundes noch getrennten Anfangsstücken der ventralen Längsstämme, die in der ventralen Mittellinie zu dem medio-ventralen Nerven verschmelzen. Als Reste der lateralen Längsnerven werden am Vorderende der Nematoden eine kurze Strecke in der Seitenlinie verlaufende Nerven betrachtet. — Die Quercommissuren der Nematoden entsprechen den die verschiedenen Längsnerven der Plathelminthen verbindenden Quercommissuren. — Das Nervensystem der Nemertinen liesse sich deshalb vielleicht noch eher zum Vergleiche verwerthen, weil dort ein unpaarer dorsomedianer Nerv vorkommt und den äussern lateralen Längsnerven der Plathelminthen entsprechende Nerven fehlen, auch die seitlichen Anschwellungen des Gehirns deutlicher als durch eine Quercommissur verbundene seitliche Ganglien entwickelt sind als bei den meisten Plathelminthen.



Bei den Acanthocephalen (Fig. 173, p. 260) liegt im Grunde der Rüsselscheide ein Ganglion, welches mehrere Nerven nach vorn an die Rüsselscheide, den Rüssel und Hals entsendet. Hinten entspringen aus dem Ganglion zwei laterale Längsnerven, die zunächst am hintern Ende der Rüsselscheide in die Retinacula eintreten, in dieser bis an die Leibeswand

Fig. 142. **Schematische Darstellung des Nervensystems der Nematoden** (nach Bütschli). *on* Oberer, *un* unterer Theil des Schlundrings, *sg* Seitenanschwellung desselben, *vln* medio-ventraler, *dln* medio-dorsaler Längsnerv, *c* Commissuren zwischen beiden, *hsn* hintere Seitennerven (Bursalnerven).

und dann bis an das hintere Körperende verlaufen. Auch ein dorsaler medianer Längsnerv ist beobachtet worden. Beim Männchen ist ausser dem vordern Ganglion noch ein Ganglion im Bereich des Geschlechtsapparates (dem vordern Grunde der eingezogenen Bursa anliegend) beschrieben worden, welches Nerven an den Geschlechtsapparat abgiebt und

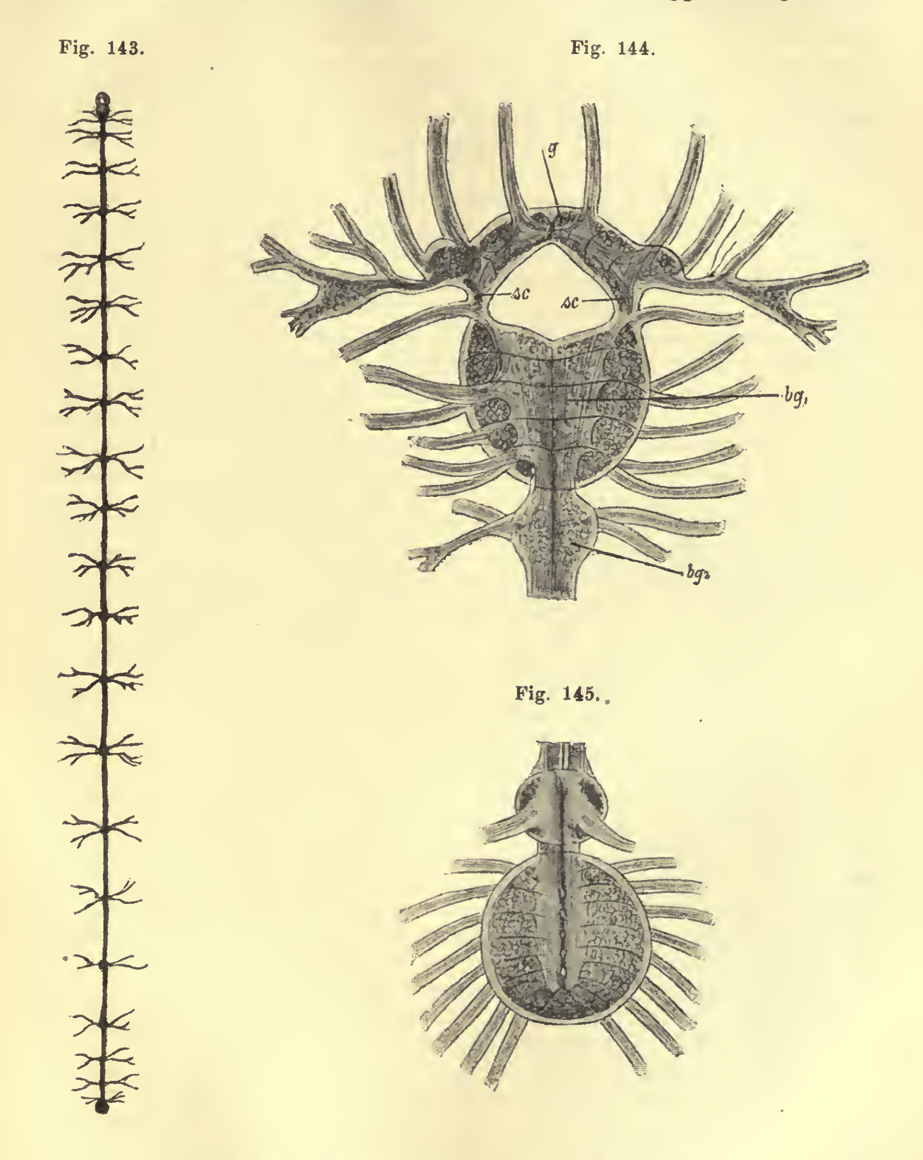


Fig. 143. **Centralnervensystem von Hirudo medicinalis** (nach Hermann).

Fig. 144. **Schlundring mit abgehenden Nerven von Hirudo**, vergrössert (nach Hermann). *g* Gehirn, *sc* Schlundcommissur, bg_1 erstes Ganglion des Bauchmarks (unteres Schlundganglion), bg_2 zweites Bauchganglion.

Fig. 145. **Vorletztes und letztes (Saugnapf-)Ganglion von Hirudo mit abgehenden Nerven** (nach Hermann).

auch durch 2 Nerven mit den hintern Enden der lateralen Längsnerven des Körpers in Verbindung steht.

Das Nervensystem der Acanthocephalen lässt sich bis jetzt noch nicht annähernd sicher beurtheilen. Wenn wirklich ein medio-dorsaler Längsnerv vorkommt, so entspricht er vielleicht dem medio-dorsalen Nerven der Nematoden und es stellen dann die lateralen Längsnerven vielleicht die bei den meisten Nematoden in der Mittellinie zur Verschmelzung gelangenden ventralen Längsnerven dar. Welche Beziehungen zwischen dem Schlundring der Nematoden und dem Rüsselscheidenganglion der Acanthocephalen bestehen und ob überhaupt solche Beziehungen vorhanden sind, muss ganz dahingestellt bleiben.

Die Gordiiden zeigen auch im Bau des Nervensystems ein von den übrigen Nematoden abweichendes Verhalten. Um den rudimentären Pharynx liegt eine Ganglienmasse (Peripharyngealganglion), die vornehmlich ventralwärts stark verdickt ist und sich in einen Bauchstrang (Fig. 171, p. 258) fortsetzt, der in der ventralen Mittellinie nach hinten verläuft und unter dem Endtheile der Geschlechtsgänge zu einem Schwanzganglion anschwillt. Beim Männchen theilt er sich am hintersten Leibesende in zwei kräftige Aeste, welche in die sogenannte Schwanzgabel verlaufen. Das Peripharyngealganglion steht seitlich mit der Hypodermis in Verbindung, ebenso der Bauchstrang am hintersten Leibesende und in der Schwanzgabel. Vom Peripharyngealganglion strahlen Nervenfäden nach vorn aus. Der Bauchstrang steht durch zahlreiche unpaare und mediane Nervenstiele mit der darunter liegenden Hypodermis in Verbindung. — Ein medio-dorsaler Nerv fehlt. Es ist wahrscheinlich dass das Peripharyngealganglion und der Bauchstrang der Gordiiden dem Schlundring und Bauchmark der Annulaten homolog sind.

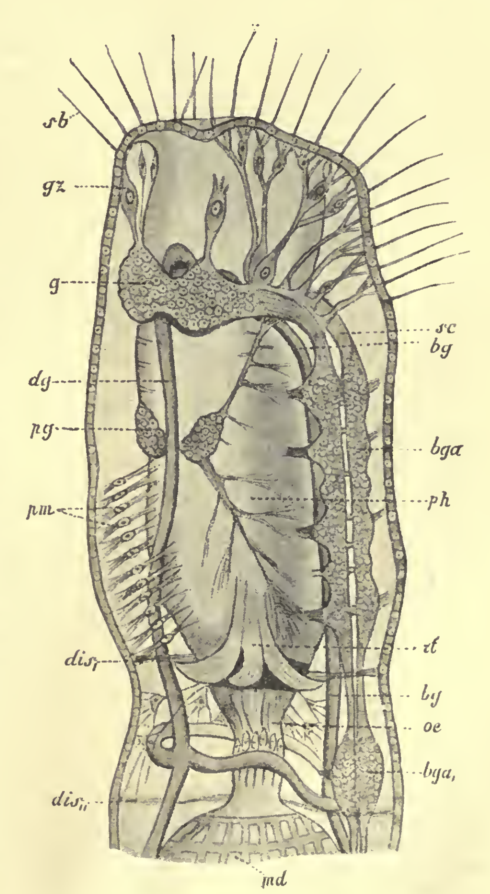
Annulaten. Hier lässt sich ein allgemeines Schema für das Centralnervensystem feststellen. Es besteht 1. aus dem über dem vordersten Theil des Darmkanales gelegenen Gehirn und 2. aus dem in der ventralen Mittellinie durch den Körper verlaufenden gegliederten Bauchmark. Das vorderste Ende des Bauchmarks steht mit dem Gehirn durch zwei, den Vorderdarm zwischen sich fassende Commissuren, die Schlundcommissuren, in Verbindung. So wird das Vorderende des Darmes von einem Nervenring, dem sogenannten Schlundring, umgeben, der dorsalwärts in das Gehirn, ventralwärts in das vorderste Ganglion des Bauchmarks einmündet (Fig. 144, 146). Das Gehirn (oberes Schlundganglion), dessen Zusammensetzung aus zwei seitlichen, mit einander durch Quercommissuren verbundenen Hälften sich meist deutlich nachweisen lässt, liegt ursprünglich im ersten oder vordersten Segmente des Körpers, im Kopf- oder Mundsegment. Das vorderste Ganglion, oder besser Doppelganglion des Bauchmarkes (unteres Schlundganglion) liegt wahrscheinlich ursprünglich im zweiten Körpersegment. Auf das untere Schlundganglion folgen die übrigen Doppelganglien des Bauchmarkes, je ein Doppelganglion in jedem Segment. Die beiden Ganglien eines jeden Doppelganglion sind unter sich durch kurze Quercommissuren und mit den entsprechenden Ganglien der vorhergehenden und nachfolgenden Doppelganglien durch Längscommissuren verbunden.

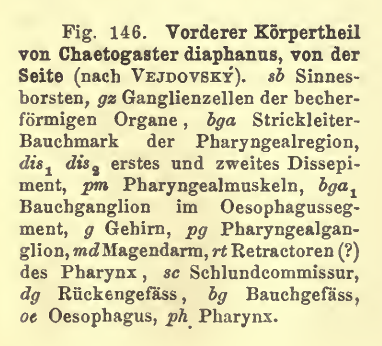
Vom Gehirn gehen ausser den Schlundcommissuren Nerven an die Haut und die Sinnesorgane des Kopfes ab, von den Ganglien des Bauch-

markes entspringen Nerven, welche die Haut, die Sinnesorgane und die Muskulatur der Segmente, zu denen sie gehören, innerviren.

Die Muskulatur des Vorderdarmes (Pharynx, Rüssel u. s. w.) wird versorgt durch Nerven, die entweder direkt aus dem Gehirn oder aus den Schlundcommissuren entspringen. Diese Nerven werden als Schlundnerven (oft auch als Nervi vagi) bezeichnet und ihre Ausbreitung am Vorderdarm als Schlundnervensystem. In den verschiedensten Abtheilungen ist ferner ein Plexus von Ganglienzellen und Nervenfasern in den Wandungen des Mitteldarmes (Eingeweidenervensystem, sympathisches Nervensystem) nachgewiesen, dessen Zusammenhang mit dem Centralnervensystem noch genauerer Untersuchung bedarf.

Ueber die phylogenetische Herleitung des Nervensystems der Annulaten herrschen verschiedene Ansichten. Wir geben derjenigen den Vorzug, welche nicht nur das Gehirn der Annulaten von demjenigen der Nemertinen und Plathelminthen ableitet, sondern auch in dem gegliederten Bauchmark mit Schlundcommissuren das weiter entwickelte, von den ventralen Längsstämmen und ihren Quercommissuren gebildete Strickleiternervensystem dieser niedern Abtheilungen erblickt. Ganglienzellen finden sich bei Plathelminthen und Nemertinen überall in den grössern Längsstämmen und sind bei Polycladen und Tricladen an den Abgangsstellen der Quercommissuren und Seitenäste in grösserer Zahl vorhanden. Die Quercommissuren und Seitenäste wiederholen sich schon bei gewissen Tricladen (Gunda) und Nemertinen (Drepanophorus) in äusserst regelmässiger Weise und in segmentaler Anordnung. Denken wir uns die Ganglienzellen der Längsstämme auf die Abgangsstellen der Quercommissuren und Seitenäste zusammengedrängt, und ihre Zahl vielleicht noch vermehrt, so müssen diese Abgangsstellen zu Ganglien anschwellen und die Längsstämme zu Längscommissuren zwischen den aufeinanderfolgenden Ganglien der betref-




Fig. 146. **Vorderer Körpertheil von Chaetogaster diaphanus, von der Seite** (nach Vejdovský). *sb* Sinnesborsten, *gz* Ganglienzellen der becherförmigen Organe, *bga* Strickleiter-Bauchmark der Pharyngealregion, dis_1 dis_2 erstes und zweites Dissepiment, *pm* Pharyngealmuskeln, bga_1 Bauchganglion im Oesophagussegment, *g* Gehirn, *pg* Pharyngealganglion, *md* Magendarm, *rt* Retractoren (?) des Pharynx, *sc* Schlundcommissur, *dg* Rückengefäss, *bg* Bauchgefäss, *oe* Oesophagus, *ph* Pharynx.

fenden Seite werden. Die Langsstämme mit ihren Ganglien brauchten nun nur in der ventralen Mittellinie zusammenzurücken, um zu dem typischen Bauchmark der Annulaten zu werden. Der Mund und Schlund verhinderte im vordersten Körpertheil ein solches Zusammenrücken, und so wurden die Anfangsstücke der Längsstämme zu den Schlundcommissuren der Annulaten.

Ein Zusammenrücken der Längsstämme (Seitennerven), das freilich nie zu einer unmittelbaren Aneinanderlagerung führt, lässt sich, abgesehen von den Plathelminthen, schon bei Nemertinen beobachten. Während hier sonst allgemein die paarigen Längsstämme seitlich, z. Th. sogar über den Darmdivertikeln (Amphiporus moseleyi) liegen, finden sie sich bei Drepanophorus nach der Bauchseite verlagert und einander genähert. Anderseits kann das Bauchmark der Anneliden durch Auseinanderweichen seiner symmetrischen Hälften wieder das Aussehen eines Strickleiternervensystems erlangen (z. B. bei Hermelliden, Fig. 147).

Das Gehirn steht bei sehr vielen Annulaten (vielen Oligochaeten und Polychaeten) mit der Hypodermis des Kopfsegmentes in directem Zusammenhang. Häufig zeigt es mehr oder weniger deutliche, immer symmetrisch gelegene Lappen, die als besondere Ganglien imponiren. Das ursprünglich (und auch ontogenetisch) dem Kopfsegment angehörige Gehirn kann sich in einzelnen Fällen bis in das zweite Segment hinein erstrecken, ja es kann sich nach rückwärts bis in das 2., 3. oder 4. Segment verlagern (bei gewissen Regenwürmern). Auch das untere Schlundganglion (das vorderste Bauchmarkganglion) ist in seiner Lage durchaus nicht immer auf das 2. Körpersegment angewiesen, hie und da liegt es im Kopfsegment oder im 1. und 2. Segment, oder es rückt weiter nach hinten, am weitesten bei Pleione, wo es im 5. bis 7. Segment liegen soll. Bei den Hirudineen (Fig. 143 bis 145) verschmilzt das untere Schlundganglion mit einigen darauffolgenden Ganglien des Bauchmarkes zu einer ansehnlichen untern Schlundganglienmasse, an der aber die Zahl und Anordnung der abgehenden peripheren Nerven, die Anordnung der Ganglienzellen und Fasercommissuren die Zusammensetzung aus verschmolzenen Ganglien mehr oder weniger deutlich erkennen lässt.

Was das Bauchmark anbetrifft, so bildet wohl das Vorkommen eines

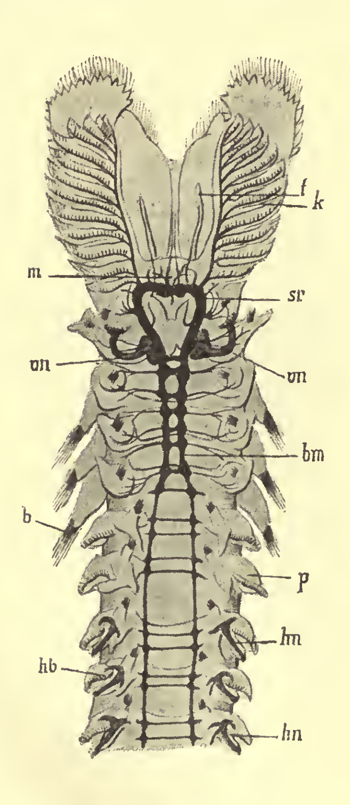


Fig. 147. **Nerven- und Nephridialsystem im vordern Körpertheil von Sabellaria alveolata von der Bauchseite** (nach E. Meyer). Das Nervensystem ist schwarz gehalten. *sr* Schlundring, *bm* Bauchmark, *t* Tentakel, *k* Fühlerkiemen, *m* Mund, *b* Borstenbündel, *hb* Hakenborsten, *p* Parapod, *vn* vorderstes Nephridienpaar, *hn* hintere Nephridien (Genitalschläuche), Leitungswege der Geschlechtsprodukte.

einzigen Ganglion in jedem Segment die Regel, aber es kommen in den verschiedensten Gruppen Ausnahmen von dieser Regel vor, indem hie und da ein oder zwei accessorische Ganglien zu dem Hauptganglion hinzukommen oder, wie z. B. bei den Serpuliden, in jedem Segmente typisch zwei Ganglien vorkommen. Anderseits können die Ganglienknoten vielfach undeutlich werden oder ganz fehlen (Archianneliden und vereinzelte Formen aus den verschiedensten Gruppen). Bei Sternaspis zeigt das Bauchmark nur im hintersten Körpertheile Ganglienanschwellungen. Die Verschmelzung der beiden seitlichen Hälften des Bauchmarkes eratreckt sich sehr häufig nur auf die Ganglien, während die Längscommissuren als vollständig gesonderte Stränge verlaufen. Aber auch diese lagern sich sehr oft so nahe aneinander, dass sie äusserlich als ein einziger Strang imponiren. Es kann sogar bei verschiedeneu Formen zu einer Verschmelzung der beiden Commissuren kommen, so dass dann das Bauchmark einen einheitlichen Strang darstellt, der z. B. bei den Archianneliden nicht einmal mehr die segmentalen Ganglienanschwellungen zeigt und dann ausserordentlich an den Bauchstrang der Gordiiden erinnert. Von den Ganglien des Bauchmarks entspringen jederseits Nerven, gewöhnlich 2 oder 3, die in der Leibeswand nach oben verlaufen und die Muskulatur, die Haut, die segmentalen Sinnesorgane, wo solche vorhanden sind, innerviren und zwar, wie in einigen Fällen nachgewiesen ist, durch Vermittelung eines überall entwickelten subepithelialen Nervenplexus. Es können auch von den Längscommissuren zwischen zwei aufeinanderfolgenden Ganglien Seitennerven abgehen. Das Gleiche gilt von den vordersten Längscommissuren, den Schlundcommissuren. Bei den Hirudineen verschmelzen in der Gegend des hintern Saugnapfes einige der letzten Ganglien des Bauchmarkes zu einer grössern Ganglienmasse. Oft (besonders bei Hirudineen) kommt im Bauchmark ein zarter medianer Längsfaserstrang vor, der als intermediärer Nerv bezeichnet wird. Das Bauchmark ist fast immer umhüllt von einer einfachen oder doppelten Bindegewebsscheide (Neurilemmscheide), in welcher vornehmlich bei Oligochaeten und Hirudineen Längsmuskelfasern verlaufen. Besondere Beachtung verdienen Röhren mit grossem Lumen und vom Neurilemm gebildeter Wand, welche in verschiedener, immer geringer Anzahl auf derDorsalseite des Bauchmarkes von vorne nach hinten verlaufen. Diese als Neurochordstränge oder riesige Nervenröhren bezeichneten Röhren beginnen vorn in den Schlundcommissuren oder im untern Schlundganglion und erstrecken sich bis in das hinterste Ende des Bauchmarkes. Ursprünglich stellen diese Neurochordröhren jedenfalls Neurilemmscheiden riesiger Nervenfasern dar, welche von riesigen Ganglienzellen entspringen, die an verschiedenen Stellen des Bauchmarkes in den Ganglien liegen können. Verschiedene Befunde machen es nun aber wahrscheinlich, dass die Nervenfasern in den Neurochordröhren bei verschiedenen Annulaten degeneriren und dass dann die Neurochordröhren elastische Stützorgane darstellen, die in ihrem Innern eine mit Ueberbleibseln der ursprünglichen Nervensubstanz vermischte wässerige Flüssigkeit enthalten.

Was die Lage des Bauchmarks und überhaupt des ganzen Centralnervensystems der Annulaten anbetrifft, so liegt es typisch in der Leibeshöhle nach innen von der Muskulatur. Wie das Gehirn sehr häufig in die Hypodermis des Kopfes ohne scharfe Grenze übergeht, so geht auch das hinterste Ende des Bauchmarkes bei den meisten Oligochaeten und Polychaeten ohne scharfe Grenze in die Hypodermis des Aftersegments über. Bei zahlreichen Chaetopoden der verschiedensten Abtheilungen, ja bei einzelnen Gattungen verschiedener Familien zeigt das Centralnervensystem auch beim erwachsenen Thier insofern ein embryonales Verhalten, als es ausserhalb der Leibesmuskulatur in

der Tiefe der Epidermis liegt. Die Lage des Centralnervensystems in der Hypodermis ist also weit entfernt, für die sogenannten Archianneliden charakteristisch zu sein, und es kommt ihr überhaupt keine hohe systematische Bedeutung zu. Es finden sich ausserdem in verschiedenen Abtheilungen alle Uebergänge von der Lage des Bauchmarks in der Leibeshöhle bis zur hypodermalen Lage vor, indem das Bauchmark in der zwischen Hypodermis und Leibeshöhle befindlichen Leibesmuskulatur liegen kann. Wir wissen sogar, dass bei Capitella das Bauchmark im Vorderkörper in der Leibeshöhle liegt, dann zwischen die Muskulatur eindringt und schliesslich im Hinterkörper in die Hypodermis zu liegen kommt.

Die symmetrischen Hälften des Bauchmarks können in einzelnen Fällen auseinanderrücken, und so kann das Bauchmark in die Form eines Strickleiternervensystems übergehen (Fig. 146 und 147), (Hermella, manche Serpuliden, Spinther, in der Pharyngealregion bei Chaetogastriden). Bei den Aphanoneuren (Aeolosoma) soll das Bauchmark ganz fehlen oder in ganz embryonalem Zustande in der Hypodermis verborgen liegen.

Das Nervensystem der Echiuriden (Fig. 148) verdient eine besondere Besprechung. Ein deutlich abgesetztes oberes Schlundganglion oder Gehirn fehlt. Der Schlundring ist entsprechend der starken Verlängerung des Kopflappens sehr in die Länge gezogen; seine beiden seitlich im Kopflappen (Rüssel) verlaufenden Schenkel (Commissuren), die am Vorderende desselben ineinander übergehen, geben zahlreiche Zweige nach aussen und innen ab, von denen die dorsalwärts nach innen verlaufenden Aeste Quercommissuren zwischen den Schenkeln des Schlundringes darstellen können. Unter und hinter dem Munde vereinigen sich die Schenkel des Schlundringes zu dem unpaaren, beim erwachsenen Thier keine Ganglienanschwellungen darbietenden, in seinem ganzen Verlauf mit Ganglienzellen besetzten Bauchstrang, welcher in der ventralen Mittellinie an der Leibeswand bis an das hintere Körperende verläuft und in kurzen Intervallen rechts und links Seitenäste abgiebt, die den Ringeln der äusseren Haut entsprechen. Die einander rechts und links entsprechenden Seitenäste gehen dorsalwärts in einander über und bilden so in der Leibeswand zahlreiche aufeinanderfolgende Nervenringe.

Das Nervensystem der Myzostomiden (Fig. 149) ist jetzt sehr genau bekannt. Es besteht aus einem, die Basis des Pharynx umgebenden Schlundring, dessen dorsale seitliche Theile etwas verdickt sind und so ein schwach entwickeltes Gehirn darstellen. In der nächsten Umgebung des Schlundringes liegen Ganglienzellen. Weiter vorn im Pharynx findet sich ein zweiter Nervenring (Pharyngealring), der mit dem Schlundring durch mehrere Längsnerven in Verbindung steht und mehrere Nerven an die Tentakeln am freien vordern Rande des Pharynx abgiebt. Auf der Bauchseite, unter der Haut, liegt eine grosse, gestreckte Ganglienmasse, aus derem vorderstem Ende die beiden Commissuren (Schenkel) des Schlundringes entspringen. Die Ganglienmasse stellt ein Bauchmark dar, das aus mehreren (wahrscheinlich 6) verschmolzenen Ganglienpaaren besteht, und in welchem ein intermediärer Nerv zu beobachten ist. Von dieser Ganglienmasse strahlen jederseits 11 abwechselnd stärkere und schwächere Nerven gegen die Peripherie des scheibenförmigen Körpers aus, die sich in complicirter Weise verästeln und besonders die Muskulatur der Fussstummel, der Haken, die Cirren am Körperrand, die Haut und ihre Muskulatur innerviren. Auch die Existenz eines sympathischen Nervensystems ist wahrscheinlich gemacht.

Prosopygier. Das Nervensystem der Sipunculaceen schliesst sich in mancher Beziehung eng an dasjenige der Echiuriden an. Da ein verlängerter Kopflappen fehlt, so ist auch der Schlundring nicht nach vorn verlängert und bildet einen einfachen Ring um das vorderste

Fig. 148. Fig. 149.

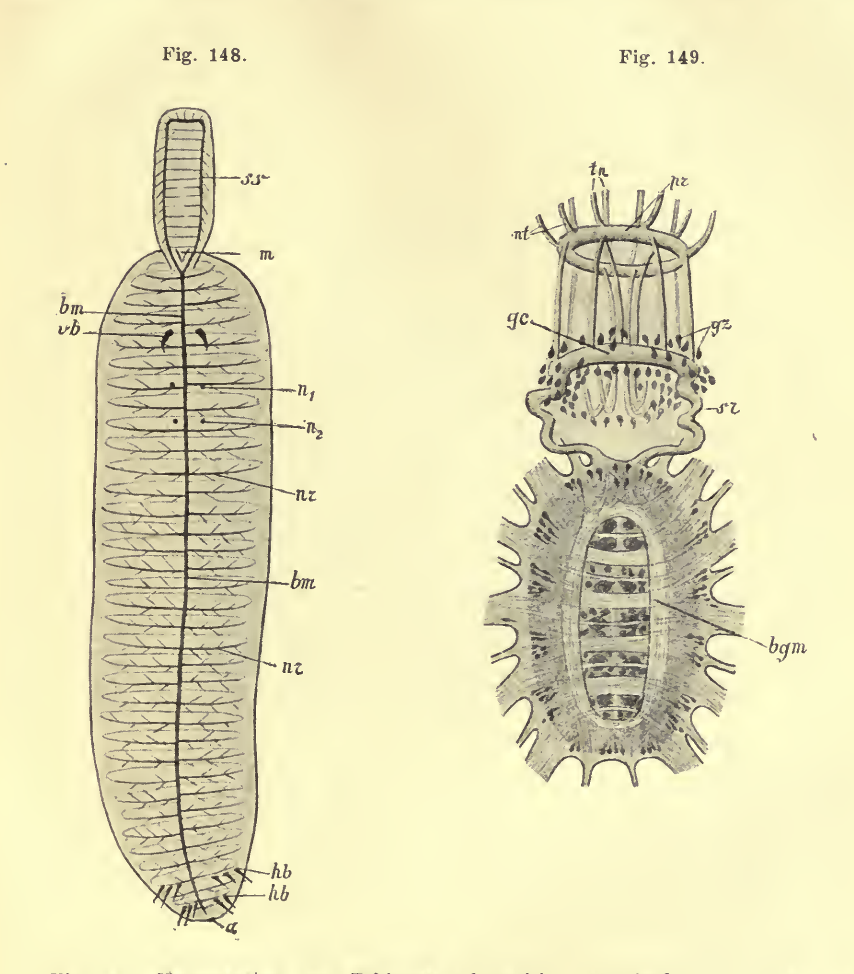


Fig. 148. **Nervensystem von Echiurus**, schematisirt. *ss* Die beiden Schenkel des Schlundringes, die am vordern Ende des Kopflappens in einander übergehen und hinter dem Munde in das vorderste Ende des Bauchmarks *bm* einmünden; *nr* Nervenringe, *vb* vordere Hakenborsten, *hb* die beiden hintern Borstenkränze, n_1 n_2 Mündungen der Nephridien, *a* After.

Fig. 149. **Centralnervensystem von Myzostoma** (nach Nansen). *gc* Gehirncommissur, *pr* Pharyngealnervenring, *bgm* Bauchganglienmasse mit den Anfangsstücken der austretenden Nerven, *sr* Schlundcommissuren, *tn* Tentakelnerven, *gz* Ganglienzellen.

Ende des Darmkanals. Dieser Ring ist bei den Priapuliden dorsalwärts nur wenig verdickt, während er bei den Sipunculiden in ein wohlentwickeltes Gehirn einmündet. Vom Gehirn gehen Nerven an die Haut des Vorderendes des Körpers und an die Tentakel (wo solche vorhanden sind) ab. Auch aus dem Schlundring gehen Nerven ab, von

denen zwei bei Sipunculus, jederseits unter Bildung eines Ganglion, den Darm innerviren, 4 bei Priapuliden in den Pharynx eindringen. Der in seiner ganzen Länge mit Ganglienzellen bedeckte Bauchstrang durchläuft in der ventralen Mittellinie den Körper bis an sein hinterstes Ende, wo er etwas anschwillt. In seinem ganzen Verlaufe giebt er, ganz wie bei Echiuriden, einander rechts und links entsprechende Seitennerven ab, die in der Leibeswand verlaufend sich wenigstens bei Sipunculus dorsalwärts zu Nervenringen vereinigen. Die Nervenpaare entsprechen den Ringmuskelbündeln und der mehr oder weniger deutlichen Ringelung der äusseren Haut. Bei Priapuliden sollen schwache, aber regelmässig wiederkehrende und mit den Ringmuskelbändern correspondirende Anschwellungen des Bauchmarks vorhanden sein. Während bei den Sipunculiden das Centralnervensystem in der Leibeshöhle liegt, steht es bei den Priapuliden in engem Zusammenhang mit der Hypodermis.

Während bei den Echiuriden das Bauchmark auf jungen Entwickelungsstadien deutlich segmentirt ist, fehlt eine solche Gliederung bei den Sipunculaceen auch in der Jugend. Trotzdem dürfte der Bauchstrang der letztern demjenigen der Echiuriden und überhaupt dem Bauchmark der Annulaten homolog sein. Die Nervenringe der Sipunculaceen entsprechen vollständig denen der Echiuriden. An der Homologie des Gehirns und Schlundrings darf nicht gezweifelt werden. Wir haben gesehen, dass das Bauchmark auch bei echten Chaetopoden keine Ganglienanschwellungen darbieten und zu einem medianen Bauchstrang verschmelzen kann. Eine andere Frage ist, ob die Nervenringe der Echiuriden und Sipunculaceen segmental sich wiederholen. Bei den Echiuriden wechseln mehrere Leibesringe mit kleineren Papillen mit einem Leibesring mit grössern Papillen ab. Die Borsten kommen nur an Leibesringen mit grössern Papillen vor. Diesem Verhalten entsprechend sind die Nervenringe auch in den Leibesringen mit grössern Hautpapillen stärker als die übrigen, und es liegt der Gedanke nahe, dass mehrere Ringe auf ein Segment kommen und dass die Zahl der Ringe mit grössern Papillen und stärkern Nervenringen der wirklichen Zahl der Segmente entspricht. Auch bei Chaetopoden (ganz abgesehen von den Hirudineen) kommt es vor, dass ein Segment sich äusserlich in 2 oder mehr Ringe gliedert, und dass in einem Segment mehr als ein Ganglion des Bauchmarkes liegt. Bei Hermelliden und Serpuliden treffen wir ja typisch 2 Ganglienpaare in jedem Segment, ferner 2 Quercommissuren und jederseits 2 Seitenäste, die in der Leibeswand bis gegen die dorsale Mittellinie in die Höhe steigen.

Das Nervensystem ist bei den übrigen Prosopygiern auffallend schwach entwickelt. Das Bauchmark ist auf das untere Schlundganglion reducirt, aber auch dieses kann fehlen. Die geringe Entwickelung des Nervensystems ist wahrscheinlich auf die festsitzende Lebensweise dieser Thiere zurückzuführen, welche eine Verkümmerung der specifischen Sinnesorgane und — mit der Ausbildung von Wohnröhren, Schalen, Gehäusen — eine Verkümmerung der allgemeinen Leibesmuskulatur (Hautmuskelschlauch) zur Folge hatte.

Phoronis besitzt einen den Mund umgebenden Nervenring an der Basis der Tentakeln. Der After liegt ausserhalb des Nervenringes. Aus dem dorsalen Theil des Ringes entspringt ein Nerv, welcher assymmetrisch auf der linken Seite nach hinten verläuft, etwa $^2/_3$ der

Körperlänge durchläuft und von einer Röhre (Notochord?) durchzogen wird. Die morphologische Bedeutung dieses Nerven ist unbekannt. Das ganze Nervensystem liegt in der Hypodermis ausserhalb der Basalmembran.

Das Nervensystem ist bei den Brachiopoden (Fig. 150) schwach entwickelt. Es besteht aus einem zarten Schlundring, dessen oberer Theil nur sehr wenig zu einem obern Schlundganglion angeschwollen ist. Das untere Schlundganglion ist durch eine Verdickung des ventralen Theiles des Schlundrings angedeutet und lässt hier und da zwei seitliche An-

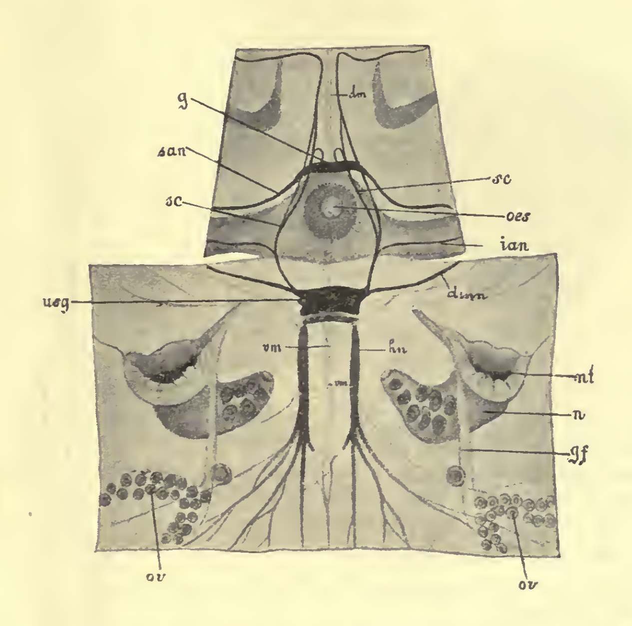


Fig. 150. **Präparat von Terebratula vitrea zur Demonstration des Nervensystems, der Ovarien und Nephridien** (nach VAN BEMMELEN). Vordere Leibeswand nach Entfernung des Armapparates, des Darmkanals und der Schliessmuskeln ausgebreitet und von innen betrachtet. Vorn liegt ein Stück dorsaler, hinten ein Stück ventraler Leibeswand. *g* Gehirn, *sc* Schlundcommissuren, *usg* unteres Schlundganglion, *san* vom obern, *ian* vom untern Schlundganglion abgehende Armnerven, *oes* Oesophagus, *dmn* dorsale Mantelnerven, *hn* vom untern Schlundganglion nach hinten abgehende Nerven, *n* Nephridien (Eileiter), *nt* Nephridialtrichter, *gf* Genitalfalte, *ov* Ovarien, *dm* dorsales, *vm* ventrales Mesenterium.

schwellungen erkennen. Vom obern Schlundganglion entspringen vornehmlich 2 Nerven, die in die Arme verlaufen; vom untern Schlundganglion gehen ebenfalls Nerven an die Arme ab, ausserdem aber noch Nerven, die den Mantel und die Oeffnungs- und Schliessmuskeln der Schale innerviren. Die Armnerven stehen mit einem Plexus von Ganglienzellen und Nervenfasern in Verbindung, welcher sich in der Stützsubstanz der Armwände dicht unter dem Epithel ausbreitet. Die Mantelnerven theilen sich je in einen dorsalen Ast für die dorsale Mantelplatte und einen ventralen für die ventrale Mantelplatte. Sie verästeln sich reichlich und ihre Zweige anastomosiren miteinander plexusartig. Das Nervensystem der Brachiopoden liegt unter der Haut.

Bei den Bryozoen hat sich vom Schlundring nur das obere Schlundganglion erhalten, welches als ein meist unansehnliches Knötchen (bisweilen mit verdickten Seitentheilen) dorsalwärts über dem Vorderdarm, zwischen Mund und After unter der Haut liegt. Von diesem Ganglion verlaufen Nerven vornehmlich in die Tentakeln, ferner an die 2 Wimpergruben, wo solche vorhanden sind.

Fig. 151.

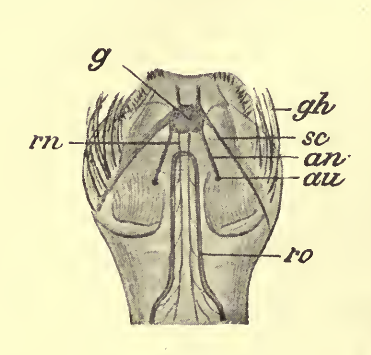


Fig. 152.



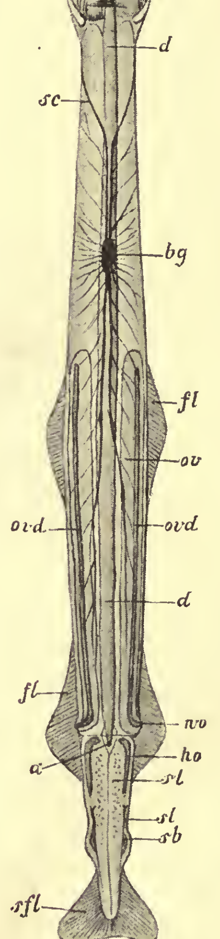


Fig. 151. **Kopf von Sagitta bipunctata, von oben gesehen, mit zusammengelegten Greifhaken** (nach O. Hertwig). *g* Gehirn, *gh* Greifhaken, *sc* Commissur zwischen Gehirn und Bauchganglion, *an* Augennerv, *au* Auge, *ro* vorderer Theil des Geruchsorgans, *rn* Geruchsnerv.

Fig. 152. **Sagitta hexaptera von der Bauchseite gesehen** (nach O. Hertwig). *m* Mund, *d* Darm, *sc* Schlundcommissur, *bg* Bauchganglion, *fl* Flossen, *ov* Ovarium, *ovd* Ovidukte, *wo* weibliche Geschlechtsöffnung, *a* After, *ho* Hoden, *sh* Schwanzhöhle, *sl* Samenleiter, *sb* Samenblase, *sfl* Schwanzflosse.

Rotatorien. Ueber dem Schlunde liegt ein Ganglion (oberes Schlundganglion), welches Nerven an das Räderorgan, an die Tastorgane der Haut und an die Muskeln entsendet. Es liegt unter der Haut.

Auch bei Dinophilus findet sich vor und über dem Munde (im Kopflappen) eine von Ganglienzellen umgebene Fasermasse, welche das

obere Schlundganglion darstellt. Bei Dinophilus gigas entspringen aus ihr zwei Längsnerven, welche am Munde vorbeiziehen und zu beiden Seiten des Körpers unmittelbar unter der Haut bis gegen das hinterste Leibesende verlaufen. Diese Längsnerven dürften den auseinandergerückten seitlichen Hälften des Bauchmarkes der Annulaten entsprechen. Quercommissuren scheinen zu fehlen.

Chaetognathen (Fig. 151 und 152). Hier ist das Nervensystem wohlentwickelt. Centralnervensystem und peripherische Nerven liegen mit Ausnahme eines einzigen Abschnittes ausserhalb der Muskulatur im Körperepithel. Dorsalwärts im Kopfsegment liegt das Gehirn oder obere Schlundganglion, ventralwärts im Rumpfsegment das längsovale Bauch- oder untere Schlundganglion, welches das Kopfganglion an Grösse übertrifft. Kopf- und Bauchganglion sind durch zwei lange Commissuren verbunden. Ausser den beiden Commissuren gehen vom obern Schlundganglion ab: zwei starke Nerven, die nach vorn und unten in das Mesoderm eindringen, und die wir als motorische Nerven bezeichnen können; zwei seitliche Nerven, welche die Haut des Kopfes versorgen; zwei äussere hintere Nerven, welche nach kurzem Verlauf an die hinter dem obern Schlundganglion gelegenen beiden Augen herantreten (Nervi optici); zwei innere hintere Nerven, welche das hinter den Augen gelegene, als Geruchsorgan gedeutete unpaare Sinnesorgan innerviren (Nervi olfactorii). Vom Bauchganglion gehen sehr zahlreiche Seitennerven ab. Ausserdem setzen sich die beiden Schlundcommissuren durch das Bauchganglion hindurch und darüber hinaus noch nach hinten als zwei kräftige Längsstränge fort, die unter Abgabe zahlreicher seitlicher Nerven schliesslich selbst in feine Nerven ausfasern. Alle vom Bauchganglion und den hintern Längsnerven abgehenden Nerven gehen schliesslich in einen Plexus von Ganglienzellen und Nervenfasern über, der am ganzen Körper im Epithel entwickelt ist. — Die motorischen Nerven des obern Schlundganglion bilden zu beiden Seiten des Vorderdarmes im Kopfsegment je ein Ganglion (seitliche Kopfganglien) mit kleinen accessorischen Nebenganglien. Von diesen Ganglien wird die Muskulatur des Kopfes und des Vorderdarmes innervirt. Dieser mesodermale Theil des Nervensystems von Sagitta erinnert sehr an das Schlundnervensystem anderer Würmer. — Wie die Rumpf- und Schwanzmuskulatur innervirt wird, weiss man noch nicht.

VIII. Sinnesorgane.

Alle Qualitäten von Sinnesorganen kommen bei Würmern vor: Tastorgane, Sehorgane, Gehörorgane, Geruchsorgane, Geschmacksorgane. Ausserdem treffen wir in einzelnen Abtheilungen Sinnesorgane, deren Einordnung in eine der eben erwähnten Kategorien zur Zeit noch nicht möglich ist: die Seitenorgane der Chaetopoden, die Seitenaugen von Polyophthalmus, die segmentalen Sinnesorgane der Hirudineen. Wir dürfen nicht unerwähnt lassen, dass die Funktionen der Sinnesorgane bei den Würmern ebensowenig wie bei den meisten übrigen wirbellosen Thieren auf experimentellem Wege festgestellt worden sind und dass es fast nur die Lage und der Bau der betreffenden Sinnesorgane ist, welche zu einer Auffassung derselben als Ohren, Nasen u. s. w. führte. Die Funktion der Tastorgane freilich ist sichergestellt. Dass die Würmer mit den als Augen gedeuteten Sinnesorganen in irgend einer Weise

sehen, kann auch als sicher gelten; was und wie sie sehen, wissen wir nicht.

Die Sinnesorgane sind am vollzähligsten und am besten entwickelt bei den frei im Wasser lebenden Thieren (Polychaeta errantia, Chaetognatha), und unter diesen nehmen die guten Schwimmer wieder die erste Stelle ein. Etwas weniger gut ausgestattet sind die am Boden der Gewässer sich aufhaltenden und die in Schlupfwinkeln verborgen lebenden Würmer. Die Sinnesorgane sind bei den im Schlamme, im Sande oder in der Erde lebenden Würmern stark reducirt, und dies ist im höchsten Grade der Fall bei den parasitischen und festsitzenden Thieren. Bei letzteren indessen machen die stark ausgebildeten Tastorgane eine Ausnahme. Wo die Sinnesorgane beim erwachsenen festsitzenden oder parasitischen Thier verkümmert sind, treffen wir sie häufig bei den Jugendformen dann wohlentwickelt, wenn diese als Larven frei beweglich sind. — Allgemein verbreitet sind Tastorgane, dann kommen die Augen, dann die Geruchs- und Geschmacksorgane. Gehörorgane sind nur in wenigen Fällen sicher beobachtet (Arenicoliden, Serpulaceen, Terebelloiden).

A. Tastorgane.

Ueberall, mit Ausnahme der mit dicken Schalen versehenen Würmer, ist die ganze Haut der Sitz eines verschieden hoch entwickelten Gefühls- oder Tastsinnes. Im speciellen Dienste dieses Sinnes stehen Epithelsinneszellen, welche an ihrem freien Ende Tasthaare oder Tastborsten tragen, an ihrem basalen Ende sich in eine Nervenfaser fortsetzen, welche meist selbst wieder den Ausläufer einer peripheren Ganglienzelle darstellt. Ein in oder unmittelbar unter dem Körperepithel liegender Plexus von Nervenfasern und Ganglienzellen ist jetzt bei verschiedenen Würmern mit Sicherheit nachgewiesen, so vor allem bei Chaetopoden und Chaetognathen. — Bei Parasiten mit dicker äusserer Cuticula spielen papillen-, stäbchen- oder borstenartige Fortsätze derselben, die vornehmlich am Vorderende und in der Nähe der Geschlechtsöffnungen entwickelt sind, die Rolle von Tastorganen. Sonst sind Tastzellen überall da in der Haut der Würmer besonders zahlreich vorhanden, wo der Körper die meisten Berührungspunkte mit der unmittelbaren Umgebung hat. Solche Stellen sind vor allem das Vorderende des Körpers, die Umgebung des Mundes und die verschiedenartigen Anhänge des Körpers. Unter diesen letztern finden wir solche, welche durch ihre Lage am Körper und durch eine besonders reichliche Ausstattung mit Tastzellen sich als specifische Tastorgane darstellen. Wir citiren die Fühler am Kopfe der Chaetopoden, hauptsächlich der Polychaeten, die Cirren der Parapodien, den Kopflappen der Echiuriden, die Tentakel der Prosopygier (Cirren an den Mundarmen der Brachiopoden), das Räderorgan der Räderthiere und die Tentakel der Chaetognathen. Es liegt auf der Hand, dass solche Tastorgane bei den in Röhren wohnenden und bei den beschalten Würmern nur am vordern, die Beziehungen zur Aussenwelt vermittelnden Körperende zur Entwickelung gelangen können, und es ist ebenso verständlich, dass sie bei diesen Würmern eben auch noch andere Beziehungen zur Aussenwelt (Nahrungsaufnahme, Respiration) vermitteln. Daher die starke Entfaltung des Tentakelapparates bei den tubicolen und beschalten Würmern (tubicole Anneliden, die meisten Prosopygier und die tubicolen Räderthiere).

B. Augen.

Vorkommen, Zahl und Anordnung derselben. Bei manchen Genera und Arten von Nemertinen fehlen die Augen. Sonst kommen kleine Augen in verschiedener Anzahl (2, 4 oder zahlreiche) am vordersten Körperende vor. Bei den Nematoden ist das Fehlen von Augen die Regel, das Vorkommen von zwei einfachen Augenflecken am vorderen Körperende (bei einem Theil der freilebenden Formen) die Ausnahme. Die Acanthocephalen sind augenlos. Bei den Annulaten bildet das Vorkommen von Augen die Regel, das Fehlen die Ausnahme. Die Hirudineen besitzen 1—5 Paar Augen an den vordersten Leibesringeln. Ueber ihre Anordnung vergl. den Abschnitt über die segmentalen Sinnesorgane der Egel. Unter den meist im Schlamme oder in der Erde lebenden Oligochaeten besitzen nur die Naidomorphen Augen, und zwar in einem Paar am Kopfsegment. Bei den eine ähnliche oder, wie Histriodrilus, eine parasitische Lebensweise führenden Archianneliden fehlen die Augen beim erwachsenen Thiere oder sie sind verkümmert. Die meisten Polychaeten sind mit Augen ausgestattet, und zwar liegen sie mit ganz vereinzelten Ausnahmen im Kopfsegment. Die meisten Errantia haben 1 oder 2 Paar wohlentwickelte Augen, die bei den Alciopiden eine auffallende Grösse erreichen; manche Sedentaria sind augenlos, da wo aber Augen vorkommen, liegen sie als kleine, sogenannte Augenflecke meist in grösserer Anzahl im Kopflappen, da wo das Gehirn mit der Hypodermis in Verbindung steht. Bei Fabricia kommen Augenflecke am Hinterende vor, bei einigen Sabella-Arten an den Tentakelkiemen. Ueber die sogenannten Seitenaugen von Polyophthalmus siehe weiter unten. Die im Schlamme oder in Schlupfwinkeln lebenden Echiuriden und die parasitischen Myzostomiden sind blind. Das Fehlen von Augen ist für die ganze Klasse der Prosopygier charakteristisch. Die Rotatorien besitzen einen unpaaren oder paarigen, dem Gehirn anliegenden Augenfleck, nur bei festsitzenden Formen fehlt er im erwachsenen Zustande oder ist rudimentär. Dinophilus hat 2 Augenflecke im Kopflappen. Bei den Chaetognathen liegen 2 Augen auf der Rückenseite des Kopfes, hinter dem Gehirn im Körperepithel.

Bau der Augen. Eine vergleichende Morphologie der Wurmaugen ist zur Zeit ein Desiderat. So viel erscheint jetzt schon sicher, dass die Augen in den verschiedenen Abtheilungen einander nicht homolog zu sein brauchen. Homolog sind vielleicht die in der Zweizahl auftretenden Augen, welche bei den Wurmlarven vom Trochophoratypus sich im engen Anschluss an die Gehirnanlage entwickeln und welche sehr häufig bei der Metamorphose zu Grunde gehen oder sich rückbilden. Den Bau der Augen der Hirudineen will ich in dem Abschnitt über die segmentalen Sinnesorgane dieser Thiere besprechen. Zum Theil an der Hand der Abbildungen will ich besprechen 1. den Bau eines Capitellidenauges, 2. den Bau des unter allen Würmern am höchsten entwickelten Alciopidenauges, 3. den Bau des Chaetognathenauges. 1. Das Capitellidenauge. Die zahlreichen Augen (Ocellen) der Capitelliden liegen im Kopflappen, da, wo das Gehirn mit der Hypodermis verschmilzt. Folgendes sind die Elemente eines Einzelauges. Wir unterscheiden pantoffelförmige lichtbrechende Zellen, deren äusserer Theil homogen und durchsichtig ist, während der innere Pigment enthält. Jede solche Zelle setzt sich gegen das Gehirn zu in eine Nervenfaser fort, welche

in eine Ganglienzelle des centralen Sehlappens einmündet. Die lichtbrechenden Zellen des Auges werden durch Fadenzellen der Hypodermis miteinander verbunden. Ueber das Auge zieht die stärker gewölbte Cuticula hinweg. 2. Das Alciopidenauge (Fig. 153). Die beiden Augen der Alciopiden springen kugelförmig zu beiden Seiten des Kopfes vor. Die verflachte Hypodermis mit ihrer Cuticula zieht über dieselben hinweg, über der Mitte des vorspringenden Auges bildet sie die äussere Cornea. Das Auge selbst bildet eine Blase, deren hintere, verdickte Wand die Retina, die vordere, verdünnte die innere Cornea darstellt. Die Elemente der Retina sind langgestreckte, dicht gedrängt stehende Zellen, an denen man drei Theile unterscheiden kann, 1. den dem Gehirn zugewandten Zellkörper mit Kern, 2. das gegen das Lumen der Augenblase zu gerichtete Stäbchen und 3. zwischen beiden Theilen eine schmale Pigmentschicht. Unter der Cornea liegt die kugelige Linse. Der übrige Theil der Augenblase ist von Flüssigkeit erfüllt. Die Retinazellen setzen sich in Nervenfasern fort, die bald in die Ganglienzellen des Sehlappens (Ganglion opticum) einmünden, das durch eine kurze Nervenfasermasse mit dem Gehirn in Verbindung steht. 3. Das Chaetognathenauge (Fig. 154) ist kugelförmig. Im Centrum der Kugel liegen drei in Pigment eingebettete, biconvexe Linsen; jeder dieser drei Linsen liegt ein Dritttheil der gesammten Retina von aussen so an, dass alle 3 Theile zusammen die Wandung der Kugel bilden. Die Retina besteht aus Zellen, deren gegen die Linse zu gerichteter Theil ein Stäbchen, der nach aussen gerichtete Theil den Zellkörper mit Kern darstellt. An der Peripherie der Kugel setzt sich jede Retinazelle in eine Nervenfaser fort. Alle Nervenfasern vereinigen sich zum Nervus opticus (Fig. 151, p. 226). Das Chaetognathenauge kann als aus drei verschmolzenen einfachen Ocellen hervorgegangen betrachtet werden. — Schon ein Vergleich der drei besprochenen Wurmaugen

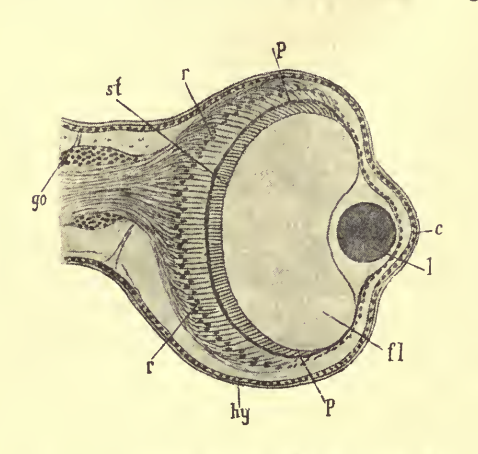


Fig. 153. **Schnitt durch das Auge einer Alciopide (Callizona Grubei).** *hy* Hypodermis, *c* Cornea, *l* Linse, *fl* Augenflüssigkeit, *p* Pigment der Retina, *r* Retinazellen, *st* Stäbchen, *go* Ganglion opticum des Gehirns (nach CARRIÈRE).

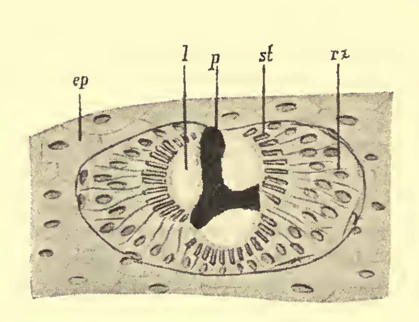


Fig. 154. **Schnitt durch das Auge von Sagitta hexaptera** (nach O. HERTWIG). *ep* Körperepithel, *l* Linse, *p* Pigment, *st* Stäbchen, *rz* Retinazelle.

zeigt, wie durchaus verschiedenartig die Augen bei den Würmern gebaut sind.

C. Geruchsorgane (Wimperorgane).

Bei zahlreichen Würmern aus den Abtheilungen der Nemertinen und Chaetopoden finden sich am Kopfende des Körpers 2 seitliche, stark wimpernde Stellen der Hypodermis, die sogenannten Wimperorgane, Wimperspalten, Wimpergruben, Wimperhügel, welche als Geruchsorgane gedeutet werden. Das Körperepithel besteht an diesen Stellen aus bewimperten Sinneszellen, deren Basis sich in eine Nervenfaser verlängert. Alle Nervenfasern stehen unter dem Sinnesepithel mit einem Ganglienzellenplexus in Zusammenhang, der seinerseits wieder mit dem Gehirn in Verbindung steht. Die erwähnten flimmernden Stellen sind bei den Chaetopoden häufig gruben- oder taschenartig vertieft und oft vorstülpbar. Am Gehirn kann ein besonderer, sich eng an das Wimperorgan anschmiegender Riechlappen (Ganglion olfactorium) entwickelt sein, der am Geruchsorgan die Stelle des Lobus opticus oder Ganglion opticum des Auges vertritt. Sehr stark entwickelt und häufig vom Gehirn scharf abgegrenzt sind diese Riechlappen bei den Nemertinen (vergl. pag. 214 u. 215). Die Wimperorgane stellen hier durch Längsspalten seitlich am Kopfe nach aussen mündende Gruben dar, welche sich bei den Schizonemertinen nach innen in einen bewimperten Kanal fortsetzen, der in das Innere des cerebralen Riechlappens hineindringt. — Es ist wahrscheinlich, dass alle diese Wimperorgane homologe Bildungen sind und den Wimpergrübchen am Kopfende der Turbellarien entsprechen.

Unter den Chaetopoden hat man sie bis jetzt bald stärker, bald weniger stark entwickelt angetroffen bei den Euniciden, Nereiden, Phyllodociden, Syllideen, Opheliaceen, Typhloscoleciden, Sabelliden, Archianneliden, Tomopteriden, Ctenodrilus und Aphanoneuren. Sinnesorgane von ähnlichem Bau und in ähnlicher Lage sind bei Bryozoen (Loxosoma, Rhabdopleura) und bei Phoronis beobachtet worden.

Bei den Chaetognathen (Fig. 151, p. 226) liegt ein ringförmig geschlossener Streifen von zum Theil wimpernden Epithelzellen leistenartig den gewöhnlichen Epithelzellen auf. Er wird als Geruchsorgan betrachtet und liegt hinter den Augen zwischen Kopf und Rumpf. Der dieses unpaare Sinnesorgan innervirende Geruchsnerv ist paarig und liegt nach innen von den nervi optici.

D. Geschmacksorgane (becherförmige Organe).

Es handelt sich um Sinneshügel des Körperepithels. Jeder Sinneshügel besteht aus einem Bündel gestreckter Sinneszellen, deren nach aussen gerichtetes Ende Sinneshaare trägt, während ihr basales Ende sich in eine Nervenfibrille fortsetzt, die in den subepithelialen Ganglienzellenplexus eintritt. Die Sinneshügel können in gruben- oder becherförmige Vertiefungen der Haut zurückgezogen werden und rechtfertigen in diesem Zustande den Namen becherförmige Organe. Sie kommen stets in grosser Zahl und diffuser Vertheilung vor. Da sie in besonders grosser Anzahl am Mundrande, in der Mundhöhle und auch am Pharynx angetroffen werden, so hält man sie für Geschmacksorgane.

Sehr genau ist ihr Bau und ihre Verbreitung bei den Capitelliden bekannt. Bei Notomastus, Dasybranchus und Heteromastus kommen sie nur am Kopflappen, Thorax und Pharynx vor, bei Mastobranchus und

Capitella auch noch am Abdomen. Aehnliche Sinnesorgane finden sich auch bei Oligochaeten (Lumbriciden, Chaetogastriden, Enchytraeiden) besonders zahlreich am Kopfe, zumal an der Oberlippe. Bei Polychaeten sind sie noch bei Nereiden (Nephthys) und Enniciden beobachtet worden (am Pharynx, in der Mundhöhle). Bei den Hirudineen, wo sie zuerst beobachtet und genau beschrieben wurden, kommen sie allgemein an den Lippen vor. Hautsinnesorgane, die bei Sipunculiden und Echiuriden an den Papillen des Körpers, sowohl am Rüssel als am übrigen Körper, in grosser Anzahl (oft wie die Papillen selbst in Längs- oder Querreihen angeordnet) sich finden, gehören wahrscheinlich auch in die Kategorie der becherförmigen Organe.

E. Seitenorgane.

Diese retractilen Sinnesorgane kommen nur bei Chaetopoden vor und stimmen in ihrem Bau im Wesentlichen mit den becherförmigen Organen überein. Die zahlreichen fadenförmigen, Sinneshaare tragenden, dicht gedrängt stehenden Sinneszellen der Seitenorgane stehen einerseits mit transversalen Muskelfibrillen in Verbindung, welche zusammen für jedes Seitenorgan einen Retractor bilden, und anderseits mit einem Ganglienzellplexus des Seitenorganes, der erst wieder durch einen besondern Seitenorgannerv mit dem Bauchmark in Zusammenhang steht. Das Gesagte gilt zunächst für die in dieser Beziehung am genauesten untersuchten Capitelliden. Was die Seitenorgane am deutlichsten von den becherförmigen Organen unterscheidet, ist ihre streng segmentale Anordnung. Sie finden sich paarweise an jedem Segment in der Seitenlinie, zwischen dorsalen und ventralen Parapodien und kommen ausser bei den Capitelliden noch bei Polyophthalmus, den Amphicteniden und unter den Oligochaeten bei den Lumbriculiden vor. Viele Gründe sprechen dafür, dass die Seitenorgane den dorsalen Cirren der ventralen Parapodien der übrigen Polychaeten homolog sind, und es lässt sich sogar innerhalb der Familie der Glyceriden die Umwandlung dieser Cirren zu Seitenorganen fast Schritt für Schritt verfolgen. Die Cirren sind sensible Organe; indem sie sich verkürzen und schliesslich zu niedrigen Hügeln werden, werden die in ihrer Hypodermis zerstreuten Sinneszellen (Tastzellen) zu dem Sinnesepithel der Seitenorgane zusammengedrängt.

In den Seitenlinien der Oligochaeten scheinen allgemein laterale Ganglienzellstränge vorzukommen, die vorne in das Gehirn einmünden. Sie stehen mit der Hypodermis in enger Verbindung und innerviren bei den Lumbriculiden die Seitenorgane. Wahrscheinlich stehen sie auch mit dem Eingeweidenervensystem in Zusammenhang.

Die Funktion der Seitenorgane ist zur Zeit noch äusserst problematisch.

F. Gehörorgane.

Ganz auffallend ist das fast vollständige Fehlen von Gehörorganen im Kreise der Würmer. Sie kommen nur bei Polychaeten und auch hier nur vereinzelt in wenigen Familien vor, nämlich bei den Arenicoliden, bei Terebelliden (Lanice) und Serpuliden (Myxicola, Amphiglene, Fabricia). Ihr Vorkommen ist ferner bei mehreren Terebellidenlarven, bei der Larve von Eupomatus (einer Serpulide) und einer nahe verwandten Chaetopodenlarve constatirt. Sie sind paarig, liegen bei Arenicola an der Schlundcommissur im Kopfsegment und erhalten bei dieser

Form ihre Nerven vom Gehirn. Bei den übrigen Formen liegen sie, wie es scheint, im ersten Rumpfsegment und werden vom untern Schlundganglion aus innervirt. Dadurch, wie durch ihre Entwickelung, erinnern sie an die Gehörorgane der Mollusken. Bei den erwachsenen Thieren stellen sie Bläschen (Otocysten) dar, deren Wand von Epithelzellen (Sinneszellen, Hörzellen) gebildet wird. Die Bläschen enthalten eine Flüssigkeit, in welcher ein oder mehrere Otolithen flottiren.

G. Die Seitenaugen von Polyophthalmus.

In den Seitenlinien von Polyophthalmus, etwas unter der Insertion der queren Muskelbänder, liegen augenähnliche Organe in streng segmentaler Anordnung. Sie finden sich bei P. pictus vom 8. bis zum 19. Körpersegmente und stehen in inniger Verbindung mit der Hypodermis, welche, über jedem Auge pigmentfrei, mit der Cuticula über dasselbe hinwegzieht. Jedes Auge besteht aus einer Linse, einem Pigmentbecher und einem in diesem Becher eingelagerten Körper, der aus prismatischen Zellen besteht. Pigmentbecher und Zellkörper bilden zusammen vielleicht eine Art Retina (?). Es muss ausdrücklich bemerkt werden, dass Polyophthalmus ausser den Seitenaugen noch Kopfaugen (in der Dreizahl) und Seitenorgane besitzt.

H. Die Augen und die segmentalen Sinnesorgane der Hirudineen.

Anordnung am Körper. Ich wähle Hirudo medicinalis als Typus. Wir zählen am Körper dieser Thiere 102 Ringe. Diese Ringe sind nicht gleichartig. Ein Theil derselben (es sind 26) zeichnen sich durch den Besitz von Sinneshügeln aus, welche an den übrigen Ringen fehlen. Die mit Sinneshügeln ausgestatteten Ringe will ich als Sinnesringe bezeichnen, die andern als leere Ringe. Jeder Sinnesring trägt auf der Rückenseite 6—8, auf der Bauchseite 6 Sinnes-

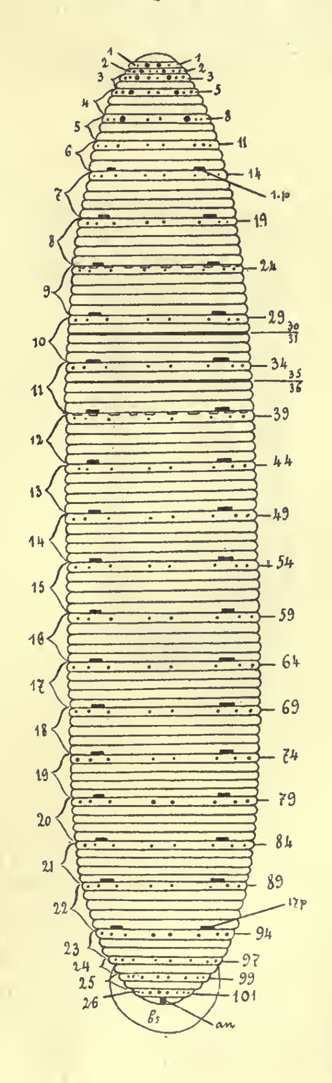


Fig. 155. **Aeussere Morphologie von Hirudo medicinalis** (nach WHITMAN). Die 5 Paar Augen sind durch grössere, die segmentalen Sinnesorgane durch kleinere schwarze Punkte markirt, die Mündungen der Nephridien durch kleine schwarze Vierecke ($1p-17p$). Rechts sind die Ringel, links die Segmente gezählt. 30/31 Lage der männlichen, 35/36 der weiblichen Geschlechtsöffnung. Am 9., 10. und 11. Segment entwickelt sich das Clitellum. *an* After, *bs* hinterer Saugnapf.

hügel. Am ganzen Körper sind letztere so angeordnet, dass sie dorsalwärts in 6—8, ventralwärts in 6 Längsreihen stehen. Ein Vergleich der äussern Ringelung mit der inneren Segmentirung ergiebt, dass der Körper von Hirudo aus so vielen Segmenten besteht, als Sinnesringe vorhanden sind, und zwar ist der Sinnesring der erste Ring eines jeden Segmentes. In der mittleren Körperregion vom 6. bis zum 23. Segmente besteht jedes Segment aus 5 Ringen, dem vordern Sinnesring und 4 darauffolgenden leeren Ringen. Die ersten 6 und die letzten 4 Segmente sind verkürzt, indem 2—4 leere Ringe ausfallen. Das Nähere zeigt die Figur. Dadurch, dass sich überall die Sinnesringe erhalten, lässt sich bei den verschiedenen Hirudineen nach äusserer Untersuchung des Körpers stets feststellen: 1. aus wie viel Segmenten er besteht (so viele Sinnesringe, so viele Segmente), 2. welche Segmentringe reducirt oder verkürzt sind (die volle Zahl der Ringe erhält sich in den Segmenten der mittleren Körperregion), 3. wie viel Ringe typisch auf ein Segment kommen.

Fig. 156.

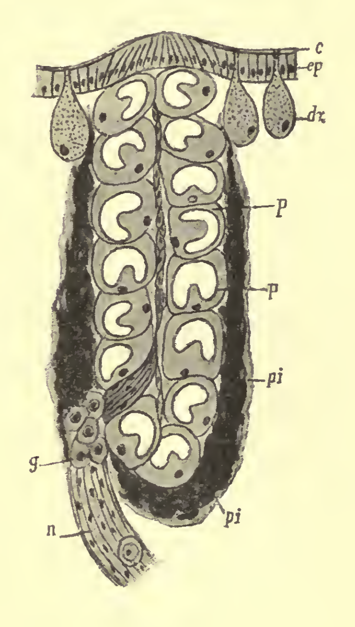


Fig. 157.

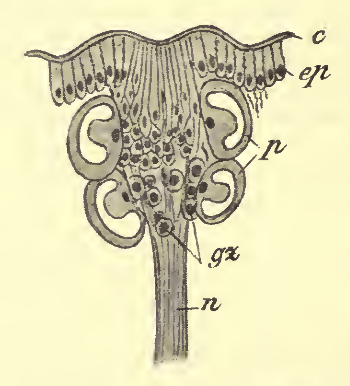


Fig. 156. **Schnitt durch das Auge eines Landblutegels.** *c* Cuticula, *ep* Hypodermis, *p* grosse klare Zellen, *g* Ganglienzellen, *n* Nerv, *dz* Hautdrüsenzellen, *pi* Pigment. (Nach WHITMAN.)

Fig. 157. **Schnitt durch ein segmentales Sinnesorgan von Macrobdella** (nach WHITMAN). *c* Cuticula, *ep* Hypodermis, *p* grosse klare Zellen, *gz* Ganglienzellen, *n* Nerv.

Natur und Bau der segmentalen Sinnesorgane. Es ist äusserst wichtig, zu constatiren, dass die sogenannten Augen der Hirudineen (in 1—5 Paaren vorhanden) stets in der vorderen Verlängerung von 2 Längsreihen von Sinnesorganen und stets in Sinnesringen, nie in leeren Ringen liegen. Mit anderen Worten, sie nehmen die Stelle von segmentalen Sinnesorganen ein, denen sie serial homolog sind. Figur 155 erläutert dieses Verhalten. — Folgendes ist der Bau eines Hirudineenauges. Es ist cylindrisch, steht ziemlich senkrecht auf der etwas veränderten Hypodermis, an die es anstösst. Am basalen

Ende tritt der Sehnerv ein, seine Fibrillen gehen in lange Sinneszellen über, die in der Achse des Auges liegen. Um diese Achse herum liegen grosse klare Zellen, die neben einem Kern eine lichtbrechende Substanz enthalten. Das ganze Auge ist in stark pigmentirtes Bindegewebe eingebettet. Die Structur desselben ist derart, dass seine Natur als Sehorgan höchst problematisch erscheinen muss. Die segmentalen Sinnesorgane unterscheiden sich von den sogenannten Augen in folgenden drei Punkten. 1. Die langgestreckten Sinneszellen erweisen sich deutlich als verlängerte Hypodermiszellen; 2. die klaren, grossen Zellen sind in viel geringerer Anzahl vorhanden; 3. das Pigment fehlt. Die Funktion dieser Sinnesorgane ist ganz problematisch.

Bei Pontobdella lässt eine bestimmte Anordnung der verschieden grossen Höcker auf den Ringen die Zahl der Segmente äusserlich ebenso leicht erkennen, wie die Anordnung der Sinnesorgane. Bei Branchellion sind an jedem Segment der Kiemenregion die Kiemen eines Ringes, wahrscheinlich des vordersten, an ihrer Basis verdickt. Siehe Respirationsorgane.

IX. Exkretionsorgane.

(Nephridien, z. Th. Leitungswege der Geschlechts-Produkte.)

Nemertinen. Der stets paarige Exkretionsapparat besteht aus mit Epithel ausgekleideten, meist bewimperten Kanälen, welche im allgemeinen einerseits in Bluträumen des Körpers ihren Anfang nehmen, anderseits nach aussen münden. Er ist auf den vordern Körpertheil beschränkt und die Ausführungsgänge liegen immer seitlich über den Längsstämmen des Nervensystems. Im Einzelnen verhält er sich sehr verschieden. Palaeonemertini. Bei Carinella sondert sich von den Seitengefässen des Blutgefässsystems ein exkretorischer Abschnitt, der in einen drüsigen Theil und in ein Reservoir zerfällt, und einerseits an zwei Stellen mit den Seitengefässen communicirt, anderseits mit einem Kanal nach aussen mündet. Bei Carinoma sind, wie bei allen übrigen Nemertinen, die epithelialen Wände der Exkretionskanäle (Nephridien) selbst drüsiger Natur. Die Nephridien bestehen jederseits 1. aus einem sehr kurzen Längskanal, der an drei Stellen mit dem Seitengefäss in Communikation steht, und 2. einem nach aussen mündenden Ausführungsgang. Auch bei Carinina besteht das Nephridialsystem jederseits aus zwei Theilen, 1. einer Masse dicht gedrängter Kanälchen, welche nach innen gegen den Blutraum der Oesophagusregion vorspringt und welche 2. mit einer Nephridialhöhle in Verbindung

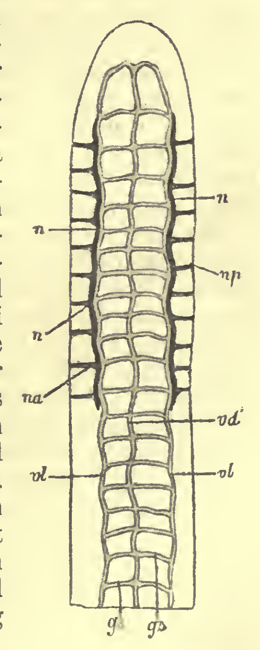


Fig. 158. **Nephridial- und Circulationssystem im vordern Körpertheil einer Nemertine,** schematisch. *n* Längskanäle des Nephridialsystems, *np* seitliche Ausmündungen derselben, *na* Ausführungsgang, *vd* Rückengefäss, *vl* Seitengefässe, *gs* quere Gefässschlingen zwischen Rückengefäss und Seitengefässen.

steht, die sich an ihrem hintern Ende zu einem Kanal verjüngt, der nach aussen mündet.

Während bei den Palaeonemertinen (mit Ausnahme von Carinina) die Nephridien mit dem Blutgefässsystem in offener Verbindung stehen, konnte eine solche Communication bei den übrigen Nemertinen bis jetzt nicht nachgewiesen werden. Bei den Schizonemertinen existirt jederseits in der vordern Körperregion entweder ein einziger Längskanal oder ein longitudinales Geflecht von Kanälen, in welchem aber meist ein Hauptkanal zu unterscheiden ist. Diese Längskanäle, welche in oder an den Bluträumen oder Seitengefässen innerhalb der innern Längsmuskelschicht liegen, münden jederseits nach aussen 1. entweder durch einen, gewöhnlich an ihrem hintern Ende gelegenen Ausführungsgang, 2. durch zwei gegen die Mitte ihrer Länge nach aussen führende Kanäle, 3. durch mehrere, oft sehr zahlreiche und mehr oder weniger metamerisch angeordnete seitliche Ausführungsgänge. — Auch bei den Hoplonemertinen und Malacobdelliden findet sich jederseits in der vordern Körperregion ein Längskanal. Dieser giebt in seiner ganzen Länge seitliche, sich selbst wieder verzweigende Aeste ab. Längskanal und Verzweigungen liegen weder an noch in Bluträumen, sondern sind der bindegewebigen Gallertsubstanz (Körperparenchym) direkt eingebettet. Die Längskanäle münden entweder durch mehrere seitliche Ausführungsgänge nach aussen, oder jederseits nur durch einen Seitenkanal, der entweder vorn, oder in der Mitte oder hinten vom Längsstamm abgehen kann.

Das Nephridialsystem der Schizo- und Hoplonemertinen zeigt eine gewisse Uebereinstimmung mit demjenigen der Plathelminthen. Hier wie dort treffen wir seitliche Längsstämme, die jederseits entweder mit einer Oeffnung (Paradigmata unter den Plathelminthen finden sich bei Rhabdocoelen: Derostoma, Prorhynchus, Gyrator, Mesostoma und bei Trematoden: Polystomiden) nach aussen münden oder mit zahlreichen seitlichen Ausführungsgängen in mehr oder weniger segmentaler Anordnung (Paradigmata bei Plathelminthen: die Tricladen). Die Längsstämme der Nemertinen können sich sogar, wie bei Plathelminthen, in ein Geflecht auflösen oder sie können in Mehrzahl vorhanden sein. Wo das Nephridialsystem bei Nemertinen (Hoplonemertinen) mit dem Blutgefässsystem weder in direktem noch in indirektem Zusammenhang steht, gehört dasselbe, wie bei den eines Blutgefässsystems entbehrenden Plathelminthen, dem verästelten Typus an. Bei den Nemertinen freilich liegt das Nephridialsystem nur im vordern oder vordersten Körpertheil. Endständige Exkretionszellen sind nicht nachgewiesen und die Kanäle sind mit einem Flimmerepithel ausgekleidet, während sie bei den Plathelminthen (überall und in allen Theilen?) im Innern aneinandergereihter Zellen verlaufen. Doch dürften diese Unterschiede einer Homologisirung des Exkretionssystems der Plathelminthen und Nemertinen wohl kaum gänzlich im Wege stehen.

Nemathelminthen. Die Nematoden und Acanthocephalen müssen gesondert besprochen werden. Bei den ersten kommen in den Seitenlinien Längskanäle vor, an denen man bis jetzt keinen epithelialen Belag hat nachweisen können. Die beiden Längskanäle vereinigen sich am vorderen Körperende zu einem kürzeren oder längeren unpaaren Kanal, der in der Nähe des Gehirns durch einen ventralen medianen Porus nach aussen mündet. Die Homologien dieser Kanäle, die als Exkretionskanäle aufgefasst werden, sind ganz unsicher. Bei

den Gordiiden fehlen sie. Der den Darm umgebende, kanalartige Hohlraum (Abschnitt der Leibeshöhle) dieser Thiere soll sich bei Gordius Preslii vor der Kloake in zwei Schenkel spalten, die vielleicht in die Kloake ausmünden. Die Deutung dieses Kanales als Exkretionsröhre ist mithin noch ganz unsicher.

Bei den Acanthocephalen findet sich in der Subcuticula der Haut ein System von Kanälen, das im Abschnitt über das Gefässsystem besprochen werden soll. Der vordere, von dem hintern ganz abgeschlossene Theil dieses Kanalsystems wurde als Exkretionssystem in Anspruch genommen, eine Deutung, die hauptsächlich deshalb auf Schwierigkeiten stösst, weil keine äusseren Oeffnungen des Kanalsystems vorhanden sind.

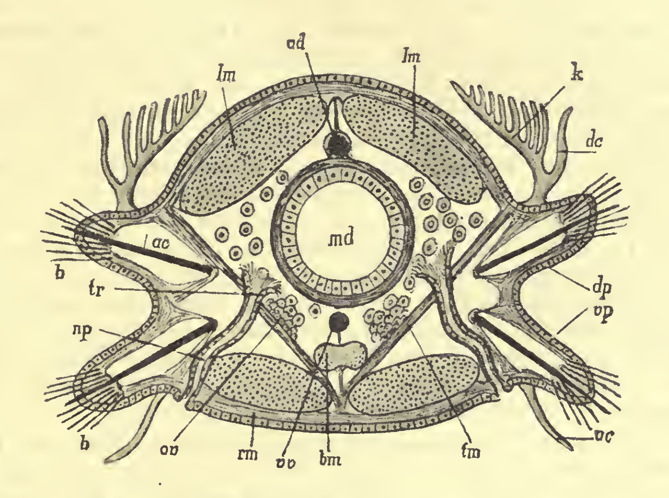


Fig. 159. **Querschnitt durch ein Rumpfsegment eines Raubanneliden,** schematisch. *b* Borsten, *ac* Acicula, Stützborste, *lm* Längsmuskulatur, *vd* Rückengefäss, *k* Kieme, *dc* Rückencirrus, *dp* dorsaler Fussstummel (Parapod), *vp* ventraler Fussstummel, *vc* Bauchcirrus, *tm* transversale Muskeln, *bm* Bauchmark, *vo* Bauchgefäss, *rm* Ringmuskulatur, *ov* Ovarium, *np* Nephridien, *tr* Nephridialtrichter, *md* Mitteldarm. In der Leibeshöhle Eier.

Annulaten. Für das Exkretions- oder Nephridialsystem lässt sich ganz im Allgemeinen folgendes Schema aufstellen. Es besteht aus paarigen, sich segmental wiederholenden, Röhren (Nephridien), die an beiden Enden offen sind. Durch die innere Oeffnung steht jedes Nephridium mit der Leibeshöhle oder mit Bluträumen in offener Kommunikation; die äussere Oeffnung liegt in der Haut und mündet nach aussen. Die Nephridien stellen also eine offene Verbindung der Leibeshöhle mit der Aussenwelt her und dienen vornehmlich zur Ausleitung der aus dem Körper zu entfernenden Produkte des Stoffwechsels. — Da bei vielen Annulaten die Geschlechtsprodukte sich aus dem Endothel der Leibeshöhle entwickeln, sich dann von dem Mutterboden loslösen und frei in der Leibesflüssigkeit flottirend heranreifen, so ist auch den Geschlechtsprodukten durch die Nephridien die Gelegenheit geboten, nach aussen zu gelangen. So übernehmen die Nephridien nebst der rein exkretorischen Funktion häufig auch noch die Aufgabe der Ausleitung der Geschlechtsprodukte.

Vielfach kann sogar diese zweite Funktion bei einem Theile der Nephridien zur Hauptfunktion werden. Dann erleiden diese Nephridien häufig tief eingreifende Umgestaltungen und werden bei Polychaeten als Genitalschläuche bezeichnet.

Wie schon erwähnt, kommen paarige Nephridien ursprünglich wohl allen Segmenten des Annulatenkörpers zu, auch dem Kopf- oder Mundsegment. Es kommt nun aber vor, dass die Nephridien in einer geringern oder grössern Anzahl von Segmenten überhaupt nicht zur Entwickelung gelangen. Es ist ferner eine allgemein verbreitete Erscheinung, dass sich ein Theil der Nephridien zwar frühzeitig beim Embryo oder bei der Larve oder jungen Thieren anlegt und als Embryonal- oder Larvenniere fungirt, später aber vollständig verschwindet, wenn die bleibenden Nephridien zur Entwickelung gelangen. Die vorübergehend in der ontogenetischen Entwickelung auftretenden Nephridien wollen wir als provisorische oder embryonale Nephridien bezeichnen. Man kann wieder zwei Arten solcher provisorischer Nephridien unterscheiden: 1. solche, welche beim Embryo oder der Larve in einer Region auftreten, welche dem spätern Kopfsegmente entspricht. Sie liegen am Vorderende der Zellenmassen (Mesodermstreifen), aus welchen die wichtigsten Organe des segmentirten Mesoderms hervorgehen. Es sind die embryonalen Kopfnephridien oder die Kopfniere. 2. Solche, welche in Rumpfsegmenten auftreten; es sind die provisorischen Rumpfnieren. Die bleibenden Nephridien werden, wegen ihrer oft so streng segmentalen Anordnung, vielfach als Segmentalorgane, oder, wegen ihres geschlängelten oder gewundenen Verlaufes (bei Oligochaeten und Hirudineen), als Schleifenkanäle bezeichnet. Wir wollen die drei Arten von Nephridien zunächst gesondert besprechen und dann unsere Ansicht über ihre morphologische Bedeutung und ihre Beziehungen zu einander äussern.

A. Die embryonalen Kopfnephridien (Kopfniere). Sie treten vorübergehend bei der Larve oder dem Embryo auf und sind paarig. Ihr inneres Ende liegt in der embryonalen Kopfhöhle. Embryonale Kopfnephridien sind bei zahlreichen Oligochaeten und Polychaeten beobachtet. Es sind flimmernde Kanäle, die mit der Kopfhöhle nicht in offener Kommunikation stehen. Das Lumen dieser Kanäle ist intracellulär, d. h. die Nephridien stellen Reihen aneinandergereihter Zellen dar, deren Axentheil von einem Lumen durchbohrt ist. Hierin stimmen die embryonalen Kopfnephridien mit den bleibenden Nephridien der Oligochaeten und Hirudineen, mit den Kanälen des Wassergefässsystems der Plathelminthen überein. Die embryonalen Kopfnephridien sind bisweilen (so z. B. bei der Echiurus- und bei der Polygordiuslarve) verzweigt, ähnlich wie die Wassergefässe der Plathelminthen, die Nephridien mancher Nemertinen. Seitliche Verzweigungen der Hauptkanäle kommen auch an den bleibenden Nephridien von Hirudineen und Oligochaeten vor. Den innern Enden der verzweigten oder einfachen Nephridien sitzt häufig eine Endzelle auf, auf deren gegen das Lumen des Kanales zu gerichteter Seite sich bisweilen ein Bündel von Wimpern (Wimperflamme) erhebt, das in dem Lumen des Kanales undulirende oder schwingende Bewegungen ausführt. Diese Endzellen gleichen den terminalen Exkretionswimperzellen des Wassergefässsystems der Plathelminthen.

B. Die embryonalen oder provisorischen Rumpfnephridien. Sie sind bis jetzt in relativ wenigen Fällen beobachtet; es ist aber wahrscheinlich; dass sie in weiter Verbreitung vorkommen. Sie treten in

streng segmentaler Anordnung (wie die bleibenden Nephridien) als paarige Kanäle in solchen (meist vordern) Segmenten auf, in welchen bei den erwachsenen Thieren die definitiven Nephridien fehlen.

Unter den Oligochaeten ist für Rhynchelmis der Nachweis geliefert worden, dass in den 5 vordersten Rumpfsegmenten, in welchen beim erwachsenen Thier die Nephridien fehlen, bei den Embryonen 5 Paar provisorische Nephridien zur Ausbildung gelangen, die später degeneriren. Bei den Capitelliden fehlen allgemein die Nephridien in einer grössern Anzahl von Segmenten des Vorderleibes (Thorax und vorderer Theil des Abdomen); dies gilt aber nur für die erwachsenen Thiere. Bei den jungen Thieren aber trifft man in den meisten dieser Segmente provisorische Nephridien an, die um so besser entwickelt sind, je jünger die Thiere sind und je weiter vorn die Segmente liegen, denen sie angehören. Mit andern Worten: die Nephridien entstehen von vorn nach hinten, die vordersten degeneriren zuerst und diese Degeneration setzt sich in dem Maasse successive von vorn nach hinten auf die Nephridien der Thoracalregion und zum Theil auch der vordersten Abdominalsegmente fort, als die bleibenden Nephridien der Abdominalregion zur Entwickelung gelangen. Bei Nereis cultrifera (Fig. 160 p. 240) finden sich in Larvenstadien 5 Paar provisorische oder larvale Rumpfnephridien in den vordersten 5 Rumpfsegmenten, in denen beim erwachsenen Thier keine Nephridien angetroffen werden. — Da bei den meisten Oligochaeten in einigen der vordersten Segmente Nephridien fehlen, so ist es wahrscheinlich, dass in diesen Segmenten provisorische Nephridien bei den Jugendformen vorkommen. Aehnliches kann auch für die Polychaeten vermuthet werden. — Bei den Oligochaeten fehlen, mit Ausnahme der Lumbriciden, die Nephridien in den Geschlechtsegmenten. Aber auch hier gelangen in diesen Segmenten auf Jugendstadien provisorische Nephridien zur Ausbildung. — Bei Hirudineen kommen auf jungen Embryonal- oder Larvenstadien provisorische Nephridien (2 Paare bei Nephelis, 3 Paare bei Hirudo, 4 Paare bei Aulostoma) zur Ausbildung, die frühzeitig zu Grunde gehen. Da die Larven zur Zeit, wo die provisorischen Nephridien vorhanden sind, noch nicht segmentirt sind, so lässt sich nicht sicher feststellen, welche morphologische Bedeutung diese Larvennephridien besitzen. Eine bestimmte Anzahl vorderster und hinterster Segmente der erwachsenen Hirudineen sind ohne Nephridien. Diese Thatsache legt die Vermuthung nahe, dass die larvalen Nephridien der Hirudineen provisorischen Nephridien der vordersten Rumpfsegmente entsprechen. Möglicherweise entspricht das vorderste Paar larvaler Nephridien bei Hirudineen den embryonalen Kopfnephridien (der Kopfniere) der übrigen Annulaten.

Was den Bau der provisorischen Rumpfnephridien anbetrifft, so lässt sich Folgendes sagen. Bei Capitelliden und Oligochaeten zeigen sie im Allgemeinen durchaus das Verhalten der bleibenden Rumpfnephridien. Bei Nereis unterscheiden sie sich von den bleibenden Nephridien durch das Fehlen einer innern Oeffnung in die Leibeshöhle, eines Trichters, sie erinnern hierdurch und dadurch, dass der Nephridialkanal intracellulär ist, an die larvalen Kopfnephridien mancher Annulaten. Die larvalen Nephridien der Hirudineen entbehren sowohl der innern als der äussern Oeffnungen.

C. Die bleibenden Nephridien. An jedem Annulaten-Nephridium können wir, wenn wir von den zahlreichen Complikationen und Modifikationen, die dasselbe bei den verschiedenen Abtheilungen darbietet, zunächst ganz absehen, folgende drei Theile unterscheiden: 1. eine innere, in die Leibeshöhle oder in Bluträume des Körpers einmündende, bewimperte

Oeffnung, die häufig trichterförmig verbreitert ist und deshalb als Trichter bezeichnet wird; 2. einen sich daran anschliessenden, meist bewimperten Kanal mit oft drüsigen Wandungen und 3. einen Endabschnitt, der nach aussen mündet. Der mittlere Theil oder Nephridialkanal ist bei den Hirudineen und Oligochaeten intracellulär und gewöhnlich vielfach gewunden (Schleifenkanal) (Fig. 161), bei den Polychaeten ist er gewöhnlich intercellulär, (von einem vielzelligen Epithel ausgekleidet) und nicht in complicirter Weise gewunden. Der in die Leibeshöhle hineinragende Theil der Nephridien der Annulaten ist äusserlich von einer Fortsetzung des Peritonealendothels überzogen.

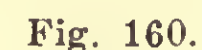


Fig. 160. Fig. 161.

Fig. 160. **Organisationsbild eines sehr jungen Exemplares von Nereis cultrifera** (nach Eduard Meyer). *g* Gehirn, *au* Augen, *ln* larvale Rumpfnephridien, *ph* Pharynx mit Kiefern, *di* Dissepimente, *d* Darm, *bm* Bauchmark, *ed* Enddarm, *p* Parapodien mit Cirren und Borsten. Am Kopftheil die Tentakel und Fühlercirren.

Fig. 161. **Nephridium eines Oligochaeten,** schematisch. *tr* Trichter, *dis* Dissepiment, ng_2 drüsiger, ng_1 nicht-drüsiger Theil des Nephridialganges, *eb* Endblase, *lw* Leibeswand. (Zum Theil nach Vejdovský.)

Bei den Hirudineen fehlen die bleibenden Nephridien in einer Anzahl vorderster und hinterster Segmente. Im übrigen Körper finden sie sich in streng segmentaler Anordnung zu je einem Paar in jedem Segment (vergl. Fig. 155,

p. 233). Die Lage der Trichter im Körper ist eine sehr verschiedene; sie liegen entweder im ventralen Blutsinus (Clepsine), oder in den Sinussen, in denen die Hoden liegen (Hirudo, Aulostoma), oder in andern Bluträumen des Körpers. Der Nephridialkanal macht vielfache Windungen und Schlingen, die dicht aneinandergelagert und deren Zusammenhang und Verlauf äusserst schwer zu erkennen sind. Schliesslich mündet er entweder direkt ohne Endanschwellung nach aussen (Clepsine), oder er öffnet sich in eine von Epithel ausgekleidete Blase, welche selbst wieder durch einen Porus nach aussen mündet. Der auf den Trichter folgende Theil des Nephridialkanals ist dadurch ausgezeichnet, dass in sein intracelluläres Hauptlumen feinere, verästelte und häufig anastomosirende Kanälchen einmünden. Man drückt sich so aus, dass die Zellen dieses Theiles verästelt durchbohrt seien. Bei Hirudo ist der Trichter gegen den Blutraum, in dem er liegt, abgeschlossen.

Sehr abweichend sind die Nephridien bei den Gattungen Pontobdella, Branchellion und Piscicola, wo sie in jedem Segment ein complicirtes Netzwerk von stets intracellulären Kanälen bilden, das mit 2 Oeffnungen nach aussen, mit 2 Trichtern in die Bluträume des Körpers einmündet.

Die bleibenden Nephridien der Oligochaeten zeigen (Fig. 161) grosse Uebereinstimmung mit denen der Hirudineen. Der Trichter eines Nephridiums ragt an der Vorderwand eines jeden Dissepimentes in die vor dem Dissepiment liegende Leibeshöhle hinein. Vom Trichter ausgehend, durchbohrt der überall intracelluläre Nephridialkanal zunächst das Dissepiment, bildet in der Leibeshöhle des hinter dem Septum liegenden Segmentes einfachere oder complicirtere Schlingen, an denen man häufig verschiedene Abschnitte unterscheiden kann, und mündet schliesslich durch ein Endstück in eine sich nach aussen öffnende, oft mit muskulöser Wandung versehene Endblase aus. Trichter und äussere Mündung eines Nephridiums liegen also immer in zwei verschiedenen Segmenten; die beiden äussern Mündungen eines Nephridienpaares liegen in demselben Segment, wie die inneren Trichter des nächsthintern Nephridiumpaares. Diese Lage der innern und äussern Oeffnungen der Nephridien in 2 aufeinanderfolgenden Segmenten erhält sich auch da, wo der Nephridialkanal selbst, wie dies bei Phreatothrix in den mittleren Körpersegmenten der Fall ist, unter Durchbrechung mehrerer Dissepimente vom Wimpertrichter aus mehrere Segmente hindurch nach hinten verläuft, um dann unter Bildung einer Schlinge wieder nach vorn umzubiegen. Den Nephridien der Chaetogastriden fehlen die Wimpertrichter. Bei ihnen münden, ähnlich wie bei den Hirudineen, in das centrale Lumen des Nephridialkanales zahlreiche verästelte und anastomosirende feine, intracelluläre Kanälchen. — Bei einer Species der Lumbricidengattung Acanthodrilus kommen in jedem Segment (auch in den Geschlechtssegmenten) typisch 4 Paar Nephridien vor. Aehnlich sollen sich die Nephridien in den vordern Segmenten von Perichaeta mirabilis verhalten.

Die bleibenden Nephridien der Polychaeten sind Schläuche mit zelliger Wandung; ihr oft flimmernder Centralkanal ist also, im Gegensatz zu demjenigen der Oligochaeten und Hirudineen, intercellulär. Fast immer ist der Nephridialschlauch so geknickt, dass man an demselben zwei Schenkel unterscheiden kann, einen centripetalen, an dessen innerem Ende der meist weit offene, mit Flimmerhaaren besetzte Trichter liegt, und ein centrifugaler, der unter Durchbrechung der Leibeswand nach aussen mündet. Die Nephridien liegen in den früher schon geschilderten Nephridial- oder Nierenkammern der Leibeshöhle, und zwar können sie, und das scheint das häufigere Vorkommen zu sein, in einem Segmente liegen, oder es kann jedes Nephridien-

paar, wie bei den Oligochaeten, zwei aufeinanderfolgenden Segmenten angehören.

Wenn es auch zahlreiche Polychaeten giebt, bei denen die Nephridienpaare sich mit grosser Einförmigkeit und in streng segmentaler Anordnung durch den grössten Theil des Körpers wiederholen, so giebt es doch wiederum sehr zahlreiche Gruppen, in welchen sehr starke Abweichungen von diesem Verhalten sich constatiren lassen. Ich will nur die allerwichtigsten Abweichungen erwähnen.

Bei den Capitelliden kommen bleibende Nephridien im Allgemeinen nur in der Abdominalregion vor, und zwar entweder im grössten Theil derselben, oder nur im vordern Theile, oder nur im hintern Theile. Sie sind entweder zu je einem Paar in einem Segmente vorhanden, oder sie finden sich (Capitella) zu mehreren, bis zu 6 Paaren in jedem Segmente. Bei den meisten Capitelliden sind zahlreiche oder wenig zahlreiche Nephridienpaare zu den weiter unten zu besprechenden Genitalschläuchen umgewandelt, und zwar sind es immer vordere Nephridienpaare, die eine solche Umwandlung erleiden. — Die bleibenden Nephridien von Capitella zeichnen sich dadurch aus, dass sie in der Regel mehr als einen Trichter besitzen.

Bei den Terebelloiden kommen die Nephridien nur in der Thorakalregion, vor und zwar in streng segmentaler Anordnung. In der Thorakalregion fehlen die Dissepimente bis auf ein stark entwickeltes Diaphragma, welches die Leibeshöhle der Thorakalregion in einen vordern und in einen hintern Thorakalraum theilt. Die Nephridien des vordern Thorakalraumes fungiren als Exkretionsorgane, die des hintern haben die Aufgabe übernommen, die Geschlechtsprodukte nach aussen zu leiten. Bei Lanice conchilega zeigt sich ein sehr auffallendes Verhalten der Nephridien. Die drei Nephridienpaare des vordern Thorakalraums münden nämlich nicht direkt nach aussen, sondern die drei Nephridien jeder Seite münden in einen kurzen Nephridialgang, der mit einer einzigen Oeffnung nach aussen mündet. In ähnlicher Weise münden auch die 4 Nephridien des hintern Thorakalraums jederseits in einen longitudinalen Nephridialgang, der aber nicht mit einer einzigen Oeffnung, sondern mit 4 Ausführungsgängen nach aussen mündet. Man kann hier sagen, dass die 4 Nephridien jederseits durch einen Längskanal verbunden sind.

Am Körper der Cirratuliden, Serpulaceen und Hermellen (Fig. 147, p. 220) kann man eine vordere sterile und eine hintere geschlechtliche Region unterscheiden, in welch letzterer die Geschlechtsprodukte zur Entwickelung gelangen. In der vordern sterilen Region, die aus einer verschiedenen Anzahl von Segmenten besteht, kommt nur ein Paar von Nephridien vor. Nur dieses Paar hat eine exkretorische Funktion. Es ist langgestreckt und durchzieht mehrere vordere Segmente. Bei Cirratuliden mündet es mit getrennten Oeffnungen ventralwärts im dritten Segment nach aussen, bei den Serpulaceen und Hermellen aber vereinigen sich die beiden Nephridialschläuche vorn zu einem unpaaren Ausführungsgang, der in der Nähe des vordersten Körperendes in der dorsalen Mittellinie nach aussen mündet. In der Geschlechtsregion der Cirratuliden, Serpulaceen und Hermellen wiederholen sich die Nephridien in streng segmentaler Anordnung und dienen als Genitalschläuche zur Ausführung der Geschlechtsprodukte.

Bei Sternaspis werden als Nephridien zwei im 5. und 6. Segmente liegende gelappte, braune Körper gedeutet, die weder ein Lumen noch eine innere Mündung besitzen und zwischen dem 6. und 7. Segment in die Haut münden.

Bei den Echiuriden (Fig. 137, p. 206) kommen zweierlei Arten von Organen vor, die als Nephridien aufgefasst worden sind, nämlich erstens die sogenannten Segmentalorgane und zweitens die Analschläuche. Die Segmentalorgane haben ganz den Bau der bleibenden Polychaeten-Nephridien und an ihrer Homologie mit denselben ist wohl kaum zu zweifeln. Sie kommen entweder in 2 Paaren (Echiurus) oder zu 3 Paaren (Thalassema) oder unpaar in der Einzahl (Bonellia) vor und, besitzen wohl entwickelte innere Trichter. Ihre äussern Oeffnungen liegen hinter den vordern Hakenborsten. Ihre Hauptfunktion ist die der Ausführung der Geschlechtsprodukte aus der Leibeshöhle. Als Analschläuche werden zwei lange Schläuche bezeichnet, die einerseits in den Enddarm münden, anderseits durch zahlreiche wimpernde Trichteröffnungen, von denen immer eine terminal liegt, mit der Leibeshöhle in offener Communikation stehen. Diesen Analschläuchen wird eine exkretorische Funktion zugeschrieben. Ob sie ein hinteres Paar modificirter Nephridien darstellen, lässt sich bis jetzt noch nicht entscheiden. Die Thatsache, dass sie mit zahlreichen Trichteröffnungen ausgestattet sind, dürfte einer solchen Auffassung nicht im Wege stehen, da typische bleibende Nephridien bei Polychaeten (Capitella) und Oligochaeten (Anachaeta) mit accessorischen Trichtern ausgestattet sein können.

Organe, die mit Sicherheit als Nephridien gedeutet werden könnten, sind bis jetzt bei Myzostomiden nicht beobachtet worden.

Die Frage nach den morphologischen Beziehungen zwischen den bleibenden Nephridien, den provisorischen Rumpfnephridien und den embryonalen Kopfnephridien ist noch ungelöst. Sie hängt innig zusammen mit der Frage nach der Bedeutung der Segmentation des Annulatenkörpers und mit der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Leibeshöhle und des Mesoderms. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die bleibenden segmental angeordneten Nephridien bei allen Annulaten einander homolog sind. Der histologische Unterschied, der zwischen den Nephridien der Hirudineen und Oligochaeten einerseits und denjenigen der Polychaeten anderseits darin besteht, dass bei den erstern die Nephridien durchbohrte Zellreihen, bei den letztern Schläuche mit epithelialer Wandung sind, würde demnach unwesentlich sein, ebenso das Fehlen oder Vorhandensein von Verästelungen, das Fehlen oder Vorhandensein innerer Mündungen. — Es ist ferner wahrscheinlich, dass die provisorischen Rumpfnephridien den bleibenden morphologisch gleichwerthig sind. Sie unterscheiden sich von den letztern nur dadurch, dass sie früher auftreten und in dem Maasse verschwinden, als die bleibenden auftreten und in Funktion treten. — Für die Homologie zwischen provisorischen Rumpfnephridien und bleibenden Nephridien spricht der Umstand, dass bis jetzt kein Fall bekannt ist, wo in den nämlichen Segmenten, in welchen provisorische Nephridien auftreten und später verschwinden, später bleibende Nephridien zur Entwickelung gelangen. Eine Ausnahme bildet Capitella, wo im 10. und 11. Segment sich wohl provisorische als bleibende Nephridien entwickeln, diese Ausnahme ist aber nur eine scheinbare, denn wir haben gesehen, dass bei dieser Form die bleibenden Nephridien in mehreren Paaren in einem Segment vorkommen. — Ich halte es für wahrscheinlich, dass auch die embryonalen Kopfnephridien den Rumpfnephridien (provisorischen und bleibenden) homolog sind. Der gesammte Nephridialapparat wäre demnach folgendermaassen zu beurtheilen. Ursprünglich kommt jedem Segment des segmentirten Annulatenkörpers, auch dem Kopfsegment, ein Nephridienpaar zu. Alle Nephridienpaare sind

einander segmental homolog. Die Larve oder der Embryo der heutigen Annulaten besteht aus dem embryonalen Kopfsegment und der embryonalen, noch ungegliederten Anlage des gesammten gegliederten Rumpfes. Die Differenzirung des gegliederten Rumpfes geschieht von vorne nach hinten, das erste und älteste Segment, das sich zuerst differenzirt, ist nächst dem Kopfsegment das erste Rumpfsegment, dann folgt das zweite Rumpfsegment u. s. w. Dem entsprechend tritt zuerst das Nephridienpaar des Kopfsegmentes auf (embryonale Kopfniere), dann die Nephridienpaare der vordersten Rumpfsegmente, von denen mehrere in dem Maasse wieder degeneriren können (provisorische Rumpfnephridien), als sich hinter ihnen neue Nephridien, die bleibenden Rumpfnephridien, anlegen. — Der Grund, weshalb die Kopfnephridien und provisorischen Nephridien im Laufe der Entwickelung zu Grunde gehen, ist vielleicht darin zu suchen, dass die vordersten Körpersegmente beim erwachsenen Thiere mit anderweitigen Organen (Pharynx, Gehirn u. s. w.) überladen sind. Ausserdem zeigen im ganzen Thierreich Organe, welche sehr frühzeitig zur Entwickelung gelangen und schon während des Larven- oder Embryonallebens funktioniren, die Tendenz, frühzeitig zu degeneriren, als ob sie frühzeitig abgebraucht würden. Wir sehen ferner, dass bei Oligochaeten (mit Ausnahme der Lumbriciden) die Nephridien auch in den Genitalsegmenten dann degeneriren, wenn die verschiedenen Geschlechtsorgane zur Ausbildung gelangen.

Die Nephridien als Exkretionsorgane. Die ursprüngliche und die allgemeinste Funktion der Nephridien ist eine exkretorische. Die Ausleitung der Exkretionsprodukte geschieht in doppelter Weise. Einmal können die Nephridien die Exkretionsprodukte durch den offenen Trichter direkt aus der Leibesflüssigkeit oder dem Blute aufnehmen, und ein ander Mal können sich die Exkretionsprodukte in den Wandungen der Nephridien selbst ansammeln und von da in den Nephridialhohlraum gelangen. Oft umspinnt ein reiches Blutgefässnetz die Nephridien und giebt die im Blute enthaltenen Exkretionsstoffe an die Nephridialwandungen ab.

Die Nephridien als Leitungswege der Geschlechtsprodukte. Dadurch, dass durch die Nephridien eine offene Communikation zwischen der Leibeshöhle und der Aussenwelt vermittelt wird, ist den in der Leibesflüssigkeit flottirenden Geschlechtsprodukten die Gelegenheit geboten, sich diesen Weg zu wählen, um nach aussen zu gelangen. Bei den Polychaeten dienen in der That die Nephridien zugleich auch als Samen- und Eileiter. Im einfachsten Falle bedingt diese neue Funktion keine erheblichen Veränderungen in Form und Struktur der Nephridien. Höchstens dass die Trichter zur Zeit der Geschlechtsreife sich vergrössern. Vielfach aber übernimmt ein Theil der Nephridien fast oder ganz ausschliesslich die Funktion von Ei- und Samenleitern. Ihr Trichter ist dann auffallend vergrössert, während der (exkretorische) Nephridialkanal zugleich sich verkleinert und vereinfacht. Tief eingreifend sind aber die Veränderungen, welche ein Theil der Nephridien bei den Capitelliden erleiden. Der Trichter vergrössert sich ungeheuer und setzt sich durch einen neu entstehenden Kanal, der die Leibeswand durchbricht und durch einen Genitalporus nach aussen mündet, mit der Aussenwelt in Verbindung, während zugleich der Nephridialkanal verkümmert und ganz verschwinden kann.

So entstehen die sogenannten Genitalschläuche, sie fungiren als Leitungswege der Geschlechtsprodukte und als Copulationsorgane. — Auch die Samen- und Eileiter der Oligochaeten sind schon seit langer Zeit als modificirte Nephridien betrachtet worden und es ist nicht zu leugnen, dass sie sowohl in ihrem Bau und ihrer Zusammensetzung (Trichter, Kanal oder Gang und Endblase) als in ihrer Entwickelung grosse Uebereinstimmung mit Nephridien zeigen. Immerhin aber ist die Thatsache auffallend, dass bei den Oligochaeten, wo die Nephridien in streng segmentaler Anordnung (je ein Paar in einem Segmente) vorkommen, auch in den Geschlechtssegmenten neben den Samenleitern und Ovidukten Nephridien vorkommen, und zwar entweder bleibende (Lumbriciden) oder provisorische (übrige Oligochaeten). Bei Acanthodrilus, wo in jedem Segment typisch 4 Paar Nephridien vorkommen, finden sich auch in den Geschlechtssegmenten 4 Paare. Das sind unverkennbare Schwierigkeiten, die sich der Homologisirung der Ei- und Samenleiter der Oligochaeten mit Nephridien entgegenstellen. — Die Leitungswege der Geschlechtsprodukte der Hirudineen und Myzostomiden lassen sich bis jetzt jedenfalls nicht als modificirte Nephridien auffassen.

Der phylogenetische Ursprung des Nephridialsystems der Annulaten ist noch ganz unsicher. Drei verschiedene Ansichten sind zu erwähnen. Nach der einen entspricht das ganze Nephridialsystem der Annulaten dem Wassergefässsystem der Plathelminthen und dem Exkretionssystem der Nemertinen, welche (bei Tricladen und gewissen Nemertinen) schon eine mehr oder weniger deutliche Segmentirung dadurch zeigen, dass die Ausführungsgänge sich segmental wiederholen. Während aber bei allen Plathelminthen und Nemertinen den ganzen Körper oder den Vorderkörper durchziehende Längskanäle vorhanden sind, die allerdings durch mehrere deutlich oder undeutlich paarige und segmental angeordnete Ausführungsgänge nach aussen münden können, legen sich die Nephridien bei allen Annulaten getrennt an und bleiben mit ganz vereinzelten Ausnahmen (Lanice) zeitlebens von einander getrennt. Während das Wassergefässsystem der Plathelminthen ausgesprochen verästelt ist, tritt diese Verästelung schon bei Nemertinen zurück und fehlt bei den Annulaten (Oligochaeten, Polychaeten) meist ganz. Das liesse sich so erklären, dass bei den parenchymatösen Plathelminthen die Exkretionsorgane genöthigt sind, die Exkretionsprodukte überall im Körper aufzusuchen, während mit der Ausbildung eines Blutgefässsystems und einer Leibeshöhle Sammelräume gegeben sind, aus denen die Nephridien die Exkretionsprodukte direkt schöpfen können. Der Nephridialtrichter der Annulaten, welcher ontogenetisch aus einer von der Anlage der übrigen Theile der Nephridien gesonderten Anlage hervorgeht, würde dann eine neue Einrichtung, ein Sammelapparat sein, geeignet, die Exkretionsstoffe aus den Bluträumen oder der Leibeshöhle aufzunehmen und durch die Nephridialkanäle nach aussen zu entleeren. Nach einer zweiten Ansicht würde nur die embryonale Kopfniere der Annulaten dem Wassergefässsystem der Plathelminthen entsprechen, mit dem sie allerdings oft eine grosse strukturelle Uebereinstimmung zeigt. Eine dritte Vermuthung geht dahin, dass die Kopfniere der Chaetopoden und die embryonalen Nieren der Hirudineen den Exkretionsorganen der Nemertinen entsprechen, während die bleibenden Nephridien aus den Ausführungsgängen der Ovarien und Hoden der Nemertinen hervorgegangen sein könnten. Dieser letztern Vermuthung lässt sich entgegenhalten, dass

alle neueren Untersuchungen übereinstimmend zu dem Resultate geführt haben, dass die ursprüngliche Funktion der Annulatennephridien eine exkretorische ist und dass erst sekundär ein Theil der Nephridien die Aufgabe der Ausleitung der Geschlechtsprodukte übernimmt.

Prosopygier. Die Zahl der Nephridien ist in dieser Klasse durchweg eine sehr geringe, nie kommen mehr als zwei Paare vor. Bei den Sipunculiden (Fig. 138, p. 206) existiren zwei grosse, schlauchförmige Nephridien vom Habitus der bleibenden Nephridien der Polychaeten, speciell der Echiuriden. Sie münden seitlich an der Grenze zwischen Rüssel und Rumpf (in der Nähe des Afters) nach aussen. Seltener (Phascolion) kommt nur ein Nephridium vor. Die Nephridien dienen als Leitungswege der Geschlechtsprodukte und haben daneben wohl noch exkretorische Funktionen. Bei Sipunculus sind in den Enddarm mündende Analschläuche beobachtet worden, welche vielleicht den Analschläuchen der Echiuriden und Priapuliden homolog sind. Den Priapuliden kommen nur zwei neben dem After mündende, reich verästelte Analschläuche zu. An den blinden Enden der Verästelungen derselben finden sich ganz ähnliche Endzellen mit langem in die Kanälchen hineinragendem Flimmerhaare, wie sie für das Wassergefässsystem der Plathelminthen und theilweise für die embryonalen Kopfnieren und provisorischen Rumpfnieren von Annulaten charakteristisch sind. Die Analschläuche der Priapuliden sollen in der Jugend als Exkretionsorgane, im Alter als Bildungsstätten

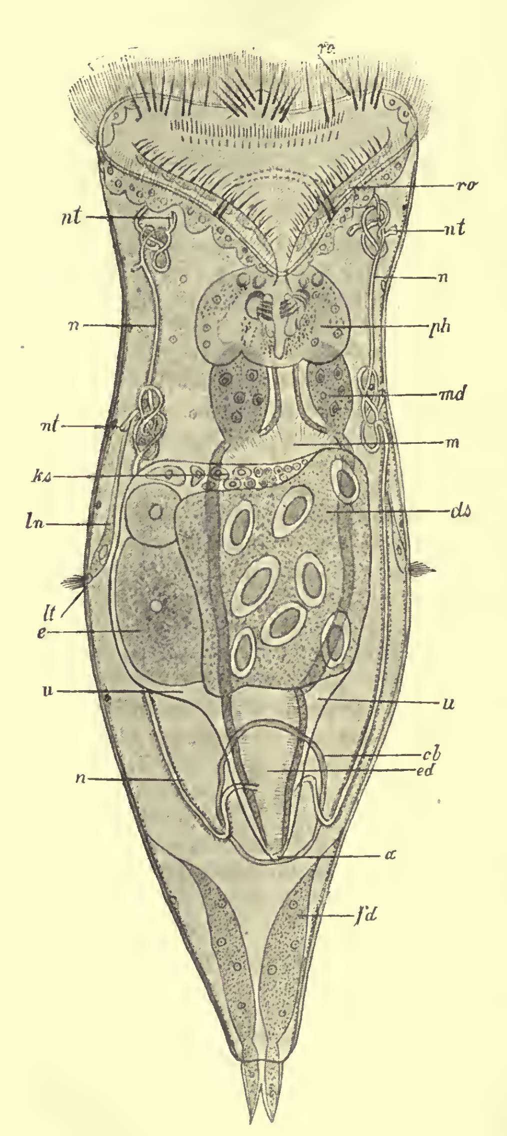


Fig. 162. **Organisation von Hydatina senta** (nach PLATE). *ro* Räderorgan, *nt* Nephridialwimperzellen, *n* Nephridien, *ph* Pharynx, *md* Magendrüsen, *m* Magen, *ds* Dotterstock, *ks* Keimstock, *cb* Umrisse der contractilen Blase, *ed* Enddarm, *u* Uterus, *a* After, *fd* Kitt- oder Fussdrüse, *lt* Seitentaster, *ln* Nerv desselben, *e* vorgeschrittenes Ei.

und Leitungswege der Geschlechtsprodukte thätig sein. Phoronis besitzt ein Nephridienpaar, das mit zwei seitlichen Oeffnungen vorn nach aussen mündet und neben seiner exkretorischen Funktion auch die Ausleitung der Geschlechtsprodukte aus der Leibeshöhle besorgt. Unter den Bryozoen sind bis jetzt nur bei den Endoprocten Nephridien nachgewiesen. Es sind paarige Kanälchen vom Habitus der embryonalen Kopfnephridien der Annulaten, welche zwischen Mund und After in das sogenannte Vestibulum ausmünden. Die Brachiopoden (Fig. 150, p. 225) besitzen ein, seltener (Rhynchonella) zwei Paar Nephridien vom Habitus derjenigen bleibenden Nephridien, welche bei Polychaeten, Sipunculiden und Phoronis die Geschlechtsprodukte nach aussen entleeren. Sie münden rechts und links vom Munde in die Mantelhöhle aus.

Rotatorien und Dinophilus. Dinophilus gyrociliatus (Fig. 163) besitzt fünf Paar Nephridien, die eine auffallend grosse Uebereinstimmung mit den provisorischen Rumpfnephridien gewisser Polychaeten (Nereis cultrifera Fig. 160, p. 240) zeigen. Sie liegen hinter einander in der Rumpfregion in den äusserlich durch die Wimperringe angedeuteten und begrenzten Segmenten. Die Nephridien der Rotatorien (Fig. 162) bestehen aus zwei in der Längsrichtung neben dem Darm verlaufenden, geschlängelten und oft an bestimmten Stellen knäuelartig aufgewundenen Kanälen, die gewöhnlich unter Bildung einer contractilen Endblase in die Kloake einmünden. An den Längskanälen sitzen kurze Nebenzweige, deren Enden (Flimmerlappen, Zitterorgane) ganz ähnlich beschaffen zu sein scheinen wie die schon oft erwähnten Enden der Wassergefässe von Plathelminthen, der embryonalen Kopfnephridien von Annulaten u. s. w. Die Räderthiernephridien zeigen demnach in ihrem Aufbau eine grosse Uebereinstimmung mit dem Wassergefässsystem gewisser Plathelminthen (z. B. Distomiden) und mit den embryonalen Kopfnieren von Annulaten.

Die einzigen Organe, die sich bei Chaetognathen vielleicht als umgewandelte Nephridien deuten lassen, sind die Ovidukte und die Samenleiter, paarige Röhren, von denen die Ovidukte am hintern Ende des Rumpfsegmentes, die Samenleiter im Schwanzsegment mit ebenfalls paarigen seitlichen Oeffnungen nach aussen münden. Die Samenleiter sind mit trichterartigen, flimmernden innern Mündungen ausgestattet.

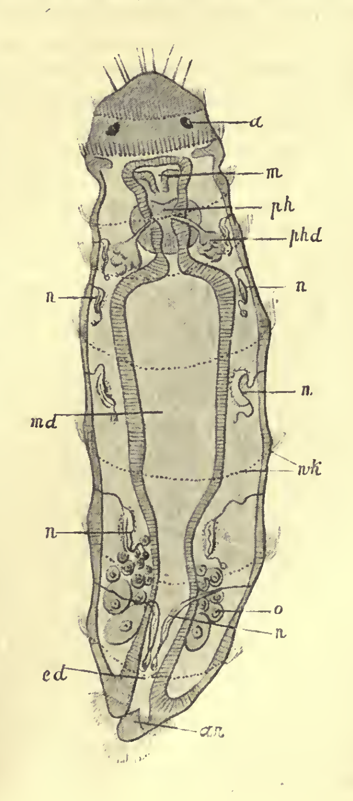


Fig. 163. **Organisation von Dinophilus gyrociliatus, Weibchen** (nach E. Meyer). *a* Auge, *m* Mund, *ph* Pharynx, *phd* Pharyngealdrüsen, *n* Nephridien, *md* Mitteldarm, *wk* Wimperringe, *o* Ovarium, *an* Anus, *ed* Enddarm.

X. Respirationsorgane.

Bei zahlreichen Würmern kommt es nicht zur Ausbildung specifischer Respirationsorgane. Die Athmung wird bei ihnen vermittelt erstens durch die Haut und zweitens oft auch durch die Darmwandungen. Die allgemeine Bewimperung des Körpers ist bei den Nemertinen der Wasserathmung sehr förderlich. Bei Hirudineen und vielen Oligochaeten wird die Hautathmung dadurch erleichtert, dass zahlreiche feine Blutgefässe bis in die Haut eindringen. Von specifischen Respirationsorganen kann man aber erst da sprechen, wo bestimmte Organe ausgebildet sind, deren ausschliessliche oder doch wichtigste Funktion die Athmnng ist. Unter den Hirudineen sehen wir bei Pontobdella die Hautcapillaren des Blutgefässsystems schon auf die Höcker und Papillen des Körpers localisirt, die man deshalb als Kiemenhöcker bezeichnen kann, und bei Branchellion trägt jeder Ring jederseits einen verästelten Anhang, in welchen Blutgefässe eintreten. Specifische Athmungsorgane fehlen den Oligochaeten und den Archianneliden. Unter den Oligochaeten soll nur die ungenügend bekannte Alma nilotica am hintern Körpertheil Kiemenanhänge besitzen. Die Polychaeten hingegen sind ziemlich allgemein mit Kiemen ausgestattet, welche gewöhnlich verästelte Anhänge der Parapodien (Fig. 124, p. 188, Fig, 159, p. 237) sind, sich aber in einigen Fällen von den Parapodien emancipiren und selbständig auf dem Rücken inseriren können. Die vergleichende Morphologie der Kiemen der Polychaeten ist noch nicht durchgearbeitet. Wir dürfen vielleicht vor der Hand zwei verschiedene Arten von Kiemen unterscheiden, erstens Lymphkiemen und zweitens Blutkiemen. Die L y m p h k i e m e n sind von den Parapodialcirren unabhängige Fortsätze der Parapodien (und zwar können sie an ventralen und dorsalen Parapodien zugleich vorkommen). Sie finden sich bei Capitelliden und Glyceriden und werden — in Ermangelung eines gesonderten Blutgefässsystems — von Hämolymphe führenden Fortsetzungen der Leibeshöhle versorgt. Die B l u t k i e m e n hingegen sind oft verästelte Anhänge der Parapodien, welche von Blutgefässen durchzogen werden. Man kann wieder zweierlei Arten von Blutkiemen unterscheiden: Rückenkiemen und Kopfkiemen. Die Rückenkiemen sind umgewandelte Cirren dorsaler Parapodien oder umgewandelte Seitensprosse solcher Cirren. Sie kommen wie die Parapodien selbst in segmentaler Anordnung vor, können aber häufig nur in bestimmten Leibesregionen (Kiemenregion) zur Ausbildung gelangen. Die Kopfkiemen hingegen, denen wir ganz besonders bei exquisit tubicolen Anneliden begegnen, sind umgewandelte Tentakel oder Fühlercirren des Kopfes und bilden jene im Leben schön ausgebreitete, aus der Oeffnung der Wohnröhre hervorragende Kiemen- oder Tentakelkrone, welche zugleich der Sitz eines feinen Gefühlssinnes ist und als Organ zur Nahrungszufuhr dient. Bei Sabelliden können sich sogar Augen an den Kopfkiemen entwickeln. Fast überall, wo Kiemen zur Ausbildung gelangen, ist durch eine Bewimperung oder durch Beweglichkeit derselben für einen beständigen Wechsel des respirablen Mediums, des sauerstoffführenden Wassers gesorgt. — In der Thorakalmembran der Serpuliden existirt ein reiches Gefässnetz und es kommt ihr wohl eine respiratorische Bedeutung zu. — Bei Sternaspis findet sich jederseits vom After ein Büschel fadenförmiger Kiemen. — Wir vermissen besondere Respirationsorgane bei den Myzostomiden, den Chaetognathen und Rotatorien, die auch eines Blutgefässsystems entbehren. Bei allen diesen Formen dürfte Hautathmung stattfinden, bei den Räder-

thieren erleichtert durch die Thätigkeit des Räderorganes. — Die Hautathmung ist bei Echiuriden vorwiegend auf den Kopflappen localisirt. Bei den Prosopygiern fungiren als Kiemen vornehmlich die den Mund umstellenden Tentakel oder (Brachiopoden) mit Cirren besetzte Mundarme, die entweder von Blutgefässen durchzogen werden (Phoronis, Brachiopoden?) oder in die sich kanal- oder gefässartige Fortsätze der Leibeshöhle begeben (Sipunculiden, Bryozoen). Bei den Brachiopoden kommt jedenfalls der Innenfläche des Mantels noch eine respiratorische Bedeutung zu. — Die Priapuliden unter den Sipunculaceen besitzen keine Mundtentakel, bei ihnen vermittelt die Haut die Athmung. Daneben darf aber gewiss bei Priapulus der tief gelappte Schwanzanhang, in den sich bei dem Fehlen eines Blutgefässsystems eine Fortsetzung der Leibeshöhle hinein erstreckt, als Athmungsorgan betrachtet werden.

In ähnlicher Weise, wie sich die Hautathmung auf bestimmte localisirte Stellen der Haut concentriren kann, an denen das Princip der Oberflächenvergrösserung und reichen Vascularisirung zur Geltung kommt, kann sich auch die Darmathmung localisiren. Der bei einigen Polychaeten und Sipunculaceen vorkommende Nebendarm soll nämlich einen respiratorischen Theil des Darmkanals darstellen. — Athmungsorgane fehlen bei den Nemathelminthen.

XI. Blutgefässsystem.

Kein Organsystem bietet bei den Würmern eine so grosse Variabilität, wie das Blutgefässsystem. Bald fehlt es, bald ist es hoch entwickelt. Wir wissen sogar, dass es bei gewissen Gruppen, deren nächste Verwandte ein Blutgefässsystem besitzen, fehlen kann. Und da wir in den verschiedensten Ordnungen der verschiedensten Klassen bald das Vorhandensein, bald das Fehlen eines Blutgefässsystems constatiren können, so ergiebt sich daraus der geringe morphologische Werth dieses Organsystems. Aber auch bei den mit einem Circulationsapparat ausgestatteten Würmern ist derselbe so verschiedenartig gebaut, dass ein allgemeinerer morphologischer Vergleich zur Zeit wenigstens unmöglich ist.

Nemertinen (Fig. 158, p. 235). Zum ersten Mal im Thierreich und bei den Würmern treffen wir bei den Schnurwürmern ein Blutgefässsystem. Bei den Palaeonemertinen (exd. Valenciniidae und Poliidae) besteht es aus 2 seitlichen Blutgefässstämmen, welche hinten über dem Darm in einander übergehen und vorn in ein Lacunensystem einmünden, das ebenfalls eine Communikation herstellt. Bei den Schizonemertinen (incl. Poliidae und Valenciniidae) existiren 3 Längsgefässe, 2 seitliche und ein medio-dorsales, das über dem Darm, in der Rüsselregion zwischen dem Rüssel und dem Darm liegt. Die drei Gefässe werden vorn lacunär und communiciren vorn mit einander oberhalb und unterhalb der Rüsselscheide. Im übrigen Körper stehen sie durch Quergefässe mit einander in Verbindung. Aehnlich verhalten sich die Hoplonemertinen, nur dass hier ein Lacunensystem fehlt und das Gefässsystem vollständig geschlossen ist. Das Blut ist farblos oder enthält rothe Blutkörperchen. Die Gefässe sind von Endothel ausgekleidet und besitzen bisweilen eine muskulöse Wandung.

Nemathelminthen. Die Nematoden besitzen keine Gefässe. Bei den Acanthocephalen verbreitet sich in der gesammten Sub-

cuticula ein eigenthümliches Kanalnetz, dessen morphologische wie physiologische Bedeutung noch wenig aufgeklärt ist. Das System von Kanälen, welche einfache wandungslose Hohlräume in der sehr verdickten Subcuticula darstellen, besteht aus zwei vollkommen von einander getrennten Theilen, 1. dem Kanalsystem des Rumpfes und 2. dem Kanalsystem des Halses, des Rüssels und der Lemniscen. Im Kanalsystem des Rumpfes treten 2 Längsstämme, die entweder lateral, oder dorsal und ventral verlaufen, besonders deutlich hervor.

Das Kanalsystem des Halses, des Kopfes und der Lemniscen mündet in einen an der Basis des Halses gelegenen Ringkanal ein. Die Lemniscen (Fig. 173, p. 260 *l*) sind zwei von der Basis des Halses in die Leibeshöhle hineinragende, gewöhnlich braun gefärbte Schläuche, welche Fortsätze oder Anhänge der Subcuticula des Halses darstellen. In jeden Lemniskus tritt vom Ringkanal ein Kanal ein, der sich gleich nach seinem Eintritt in zwei Aeste spaltet, welche den Lemniskus der Länge nach durchziehen. Daneben kommen in den Lemniscen noch engere Kanäle vor.

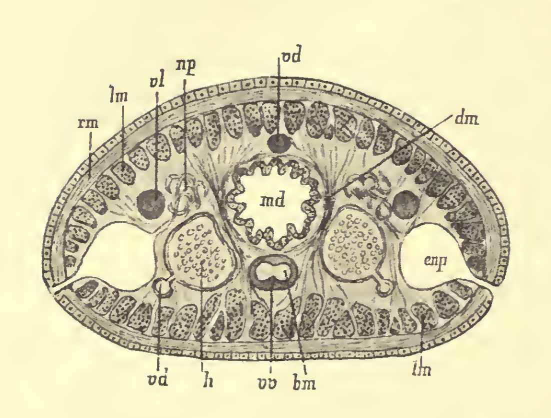


Fig. 164. **Querschnitt durch einen Blutegel,** schematisch. *rm* Ringmuskulatur, *lm* Längsmuskelschicht, *vl* Seitengefässe, *np* Schleifenkanäle (Nephridien), *vd* Rückengefäss, *dm* dorsoventrale Muskulatur, *enp* Endblase des Nephridium, *bm* Bauchmark, *vv* Bauchgefäss, *h* Hoden, *vd* vas deferens, *md* Mitteldarm.

Annulaten. Scharfe und durchgreifende Unterschiede im Blutgefässsystem trennen die Hirudineen von den Chaetopoden. Bei den Myzostomiden fehlen Blutgefässe gänzlich. Hirudineen. Schon bei Besprechung der Leibeshöhle habe ich auf die Schwierigkeit der Unterscheidung der Leibeshöhle von dem Blutgefässsystem aufmerksam gemacht. Beide Systeme von Hohlräumen stehen mit einander derart in Verbindung, dass es schwer fällt, sie von einander zu trennen. Es ist übrigens nicht sicher, dass wir es mit zwei ursprünglich getrennten Systemen zu thun haben, und es erscheint vor der Hand noch angezeigt, das ganze System im Zusammenhang zu betrachten. Fast allgemein kommen 4 Längsgefässe vor (Fig. 164), ein dorsales, welches über dem Darm liegt, ein ventrales, in welchem das Bauchmark liegt, und zwei in vielen Fällen pulsirende Seitengefässe. Von diesen 4 Gefässen lässt sich das ventrale (Bauchsinus) am ehesten als der Haupttheil einer reducirten Leibeshöhle auffassen. Das Rückengefäss fehlt bei Nephelis und einigen Landblutegeln. Die Längsgefässe stehen vornehmlich am vordern und hintern Leibesende durch feine Gefässverzweigungen in Zusammenhang. Ein solcher Zusammenhang kommt auch im übrigen Körper in verschiedener Weise zu Stande. Das periphere Gefässsystem besteht hauptsächlich aus 2 wohl entwickelten Systemen von verästelten und häufig anastomosirenden Capillaren, von denen das eine in der Haut liegt und bis in

das Körperepithel eindringt, das andere sich am Darm ausbreitet. Auch die Exkretionsorgane und die Geschlechtsorgane werden reichlich mit Blutgefässen versorgt. Bei Nephelis (Fig. 165) und Landblutegeln finden sich in Verbindung mit den Anastomosen zwischen Seitengefässen und Bauchgefäss Ampullen oder Blutbläschen in segmentaler Anordnung, und zwar jederseits je eine (Landblutegel) oder zwei zusammen (Nephelis). Bei Branchellion findet sich jederseits an der Basis jeder dritten Kieme ein blasenartig erweiterter Blutraum. Ueberall enthält das Blut farblose amöboide Blutkörperchen, daneben oft noch freie Kerne. Bei den Gnathobdelliden ist das Blut roth. Das Hämoglobin findet sich im gelösten Zustande im Blutplasma selbst.

Durch das Vorhandensein eines dorsalen und von zwei seitlichen Gefässen erinnert das Blutgefässsystem der Hirudineen an das der Nemertinen. Auch in dem Vorhandensein von Blutsinussen lässt sich eine Uebereinstimmung erkennen.

Fig. 165. **Gefässsystem in 4 mittleren Leibessegmenten von Nephelis** (nach Jaquet). *vv* Bauchgefäss, *vl* Seitengefässe, *a* Ampullen.

Das Gefässsystem der Chaetopoden ist von demjenigen der Hirudineen auffallend verschieden. Es ist von der Leibeshöhle vollständig abgeschlossen. Die beiden Seitengefässe der Hirudineen fehlen. Die wichtigsten und constantesten Theile des Circulationsapparates der Chaetopoden sind 1. ein medio-dorsales Längsgefäss und 2. ein

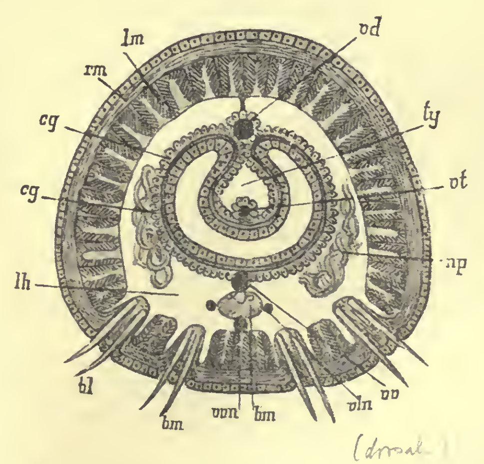


Fig. 166. **Querschnitt durch einen Lumbriciden**, schematisirt *lh* Leibeshöhle, *cg* Chloragogenzellen, *rm* Ringmuskulatur, *lm* Längsmuskulatur, *vd* Rückengefäss, *ty* Typhlosolis, *vt* Typhlosolisgefäss, *np* Nephridien, *vv* Bauchgefäss, *vln* Seitengefässe des Bauchmarks, *bm* Bauchmark mit den Neurochordröhren, *vvn* Subneuralgefäss, *bm* 2 Borsten der ventralen, *bl* der lateralen Borstenreihe.

medio-ventrales Längsgefäss (Fig. 166). Das erstere ist meist contractil, in ihm strömt das Blut von hinten nach vorn; es liegt über dem Darm, bald mehr diesem, bald mehr der Leibeswand anliegend. Das letztere ist nicht contractil, in ihm strömt das Blut von vorne nach hinten. Es liegt unter dem Darme und über dem Bauchmark, bald mehr diesem,

bald mehr jenem genähert, in der Leibeshöhle. — Im Einzelnen herrscht eine ausserordentlich grosse Verschiedenartigkeit in der Anordnung, Ausbildung und im Verlauf der Gefässe, die eine kurze zusammenfassende Darstellung unmöglich macht. In einem sehr einfachen Falle theilt sich das Bauchgefäss am Vorderende des Körpers in 2 Aeste, welche den Vorderdarm umfassend in das Vorderende des Rückengefässes einmünden. Ausserdem steht das Rückengefäss mit dem Bauchgefäss in jedem Segmente durch seitliche Gefässschlingen in Verbindung, von welchen vor allem Gefässe an die Leibeswand abgehen. In das Rückengefäss münden ferner Gefässe, die aus einem den Darm umspinnenden Gefässnetz entspringen, welches in manchen Fällen durch einen Blutsinus ersetzt werden kann, der zwischen der Epithelwand und der Muskelwand des Darmes liegt. Das Blut der meisten Chaetopoden enthält rothe Blutkörperchen. Ich will nun das Blutgefässsystem eines (willkürlich gewählten) Oligochaeten und eines Polychaeten beschreiben, ohne auf die feinern Einzelheiten einzugehen.

L u m b r i c u s (Fig. 167) (als Beispiel für die Oligochaeten). Es existiren fünf Längsgefässe, nämlich erstens ein medio-dorsales, zweitens und drittens 2 medio-ventrale Gefässe, von denen das eine unter dem Darme und über dem Bauchmark liegt und das allgemein verbreitete Bauchgefäss der Chaetopoden darstellt, während das andere viel feiner ist und unter dem Bauchmark verläuft. Das erstere nennen wir B a u c h g e f ä s s, das letztere S u b n e u r a l g e f ä s s; viertens und fünftens 2 zarte Gefässe, welche rechts und links das Bauchmark in seiner ganzen Länge begleiten; es sind die S e i t e n g e f ä s s e d e s B a u c h m a r k s. Das Subneuralgefäss steht mit den Seitengefässen des Bauchmarks von Abstand zu Abstand durch Queranastomosen in Verbindung. Das Rückengefäss zeigt in der Gegend des Mitteldarmes segmentweise Anschwellungen, so dass es hier die Gestalt einer Perlschnur hat. In den Genitalsegmenten steht es mit dem Bauchgefäss

Fig. 167. **Vorderer Körpertheil von Lumbricus terrestris, geöffnet, zur Demonstration des Gefässsystems.** Man sieht den Darm von der rechten Seite. (Nach JAQUET.) *g* Gehirn, *d* Dissepimente, *st* Samentaschen, *ph* Pharynx, *sb* Samensäcke, *vd* Rückengefäss, *vv* Bauchgefäss, *vsn* Subneuralgefäss, *vln* Seitengefässe des Bauchmarks, *bm* Bauchmark, *h* contractile Gefässschlingen (Herzen) zwischen Rücken- und Bauchgefäss.

durch 5 Paar schlauchförmig erweiterte, contractile Gefässschlingen, die sogenannten Herzen, in Verbindung. In der Region des Mitteldarms entspringen aus dem Rückengefäss in jedem Segment 3 Paar Gefässe. Die beiden Gefässe des ersten Paares verlaufen seitlich in der Leibeshöhle und münden in das Subneuralgefäss ein. In ihrem Verlaufe geben sie Gefässe an die Leibeswand und die Haut, ferner im untern Theil ihres Verlaufes Anastomosen an das Bauchgefäss und die Seitengefässe des Bauchmarkes ab. Die beiden hintern Paare verlaufen an den Darm, wo sie sich in ein äusserst reiches und dichtes Netzwerk auflösen. Auch die Typhlosolis wird vom Rückengefässe aus reich vascularisirt, und ebenso erhält der Muskelmagen mehrere Aeste vom Rückengefäss. Vorn zwischen dem 3. und 4. Paar Herzen entspringt ferner aus dem Rückengefäss jederseits ein Gefässstamm, dessen complicirte Verästelungen im vordern Körpertheil den Darm, die Leibeswand, das erste Paar der Morren'schen Drüsen, den Pharynx, den Oesophagus u. s. w. versorgen und auch mit dem Bauch- und Subneuralgefäss in Verbindung stehen. Von dem Bauchgefäss entspringt in jedem Segment ein Seitengefässpaar, das sich in der Leibeswand und Haut verästelt. Diese Verästelungen anastomosiren in der den Magendarm bergenden Körperregion mit den Verästelungen, die in jedem Segment aus dem ersten Seitengefässpaar des Rückengefässes entspringen, welches eine Verbindung zwischen diesem und dem Subneuralgefäss herstellt. Das Bauchgefäss und das Rückengefäss geben am vordersten Körperende Zweige ab, die sich in der Leibeswand und am Pharynx verästeln. Das Bauchgefäss theilt sich ausserdem an seinem vordern Ende in 2 Aeste, welche bis zum Gehirn vordringen und so einen Schlundring bilden. Der contractile Theil des Blutgefässsystems besitzt muskulöse Wandungen. —

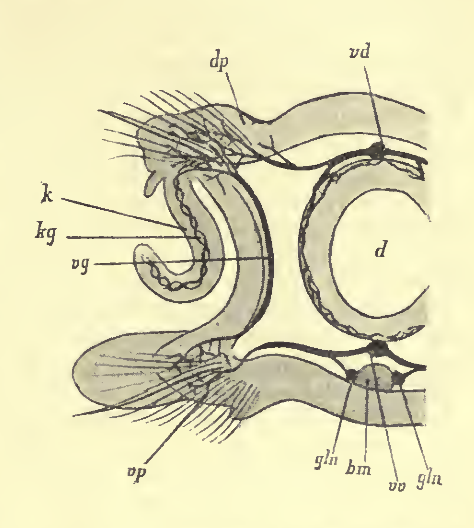


Fig. 168. **Theil eines Querschnittes durch ein Körpersegment von Nephthys,** schematisirt. Zur Demonstration der Anordnung der **Blutgefässe** (zum Theil nach JAQUET). *dp* Dorsales, *vp* ventrales Parapod mit Borstenbündel und Stützborste, *vd* Rückengefäss, *vv* Bauchgefäss, *gln* Seitengefässe des Bauchmarks, *vg* Verbindungsgefäss zwischen dorsalem und ventralem Parapod, *d* Darm, *bm* Bauchmark, *k* Kieme, *kg* Kiemengefässe.

Für die Polychaeten wähle ich ein Thier mit homonomer Gliederung des Körpers: Nephthys scolopendroides (Fig. 168). Wir finden hier die typischen beiden Hauptgefässe, welche den Körper seiner ganzen Länge nach durchziehen, das Rückengefäss und das Bauchgefäss. Beide liegen der Darmwand dicht an. Vom Hinterende des Pharynx bis zum Schwanzende entspringt in jedem Segment aus dem Rückengefäss ein Paar von Seitengefässen, welche an die Leibeswand und zwar an den dorsalen Ast der Parapodien herantreten und sich in demselben verästeln. Bald nach seinem Ursprung aus dem Rückengefäss giebt jedes Seitengefäss einen Ast an die Darmwand ab, an welcher er sich in ein reiches Gefässnetz auf-

löst. Am vordersten Ende des Mitteldarmes zeigt das Rückengefäss eine leichte Anschwellung, dann verlässt es den Darm und verläuft auf der Innenseite der Leibeswand in der Region, in welcher der Pharynx liegt, bis an das vorderste Körperende. Hier spaltet es sich in 2 Aeste, die nach rückwärts verlaufen, um am hintern Ende der Pharyngealregion in das vordere Ende des Bauchgefässes überzugehen. Das abweichende Verhalten der Hauptgefässe in der Pharyngealregion wird offenbar bedingt durch die starke Entwickelung des Pharynx. Bei einer Vorstülpung dieses Organes würden die Gefässe zerreissen, wenn sie wie im übrigen Körper dem Darm, so hier dem Pharynx dicht anliegen würden. Aus dem Bauchgefäss entspringt in jedem Segment ein Paar von Seitengefässen, welche an die Basis der ventralen Aeste der Fussstummel verlaufen, in dieselben eindringen und sich in ihnen verästeln. Eine Verbindung der Seitenäste des Rückengefässes mit den Seitenästen des Bauchgefässes kommt in folgender Weise zu Stande. Zwischen dem dorsalen und ventralen Ast eines Fussstummels verläuft jederseits ein Gefäss, welches sich einerseits im dorsalen Ast, anderseits im ventralen Ast verästelt. Diese Verästelungen des Verbindungsgefässes anastomosiren mit den Verästelungen der Seitengefässe des dorsalen, respective ventralen Seitengefässes. An der Bauchseite jedes dorsalen Parapodialastes inserirt sich eine sichelförmige Kieme. In die Kieme treten vom Gefässsystem des dorsalen Parapodialastes 2 Gefässe ein, welche die Kieme der Länge nach unter vielen Windungen und Anastomosenbildungen durchziehen. — Ausser dem Rücken- und dem Bauchgefäss besitzt Nephthys noch zwei äusserst zarte Seitengefässe des Bauchmarkes, welche durch feine Zweige mit den Seitenästen des Bauchgefässes in Verbindung treten. — Die eben geschilderten Verhältnisse des Blutgefässsystems können nur in sehr beschränktem Maasse als typisch für die Polychaeten gelten. Es finden sich vielmehr in den verschiedenen Familien sehr weitgehende Abänderungen. Das Blutgefässsystem ist ausserordentlich plastisch. Es schmiegt sich den geringsten Modifikationen im Bau und in der Anordnung der übrigen Organe des Körpers an. Vor allem ist seine specielle Gestaltung von der Anordnung und Ausbildung der Kiemen abhängig. Bei Terebelliden bildet das Rückengefäss im vordern Körpertheil ein schlauchförmiges pulsirendes Herz, das sich vorn dünn auszieht und die an den vordersten Körpersegmenten liegenden Kiemen mit Blutgefässen versorgt. An seinem hintern Ende spaltet es sich in zwei den Darm umgreifende Aeste, welche sich unter dem Darm zu einem Subintestinalgefäss vereinigen, welches über dem Bauchgefäss eine Strecke weit nach hinten verläuft. Dann theilt sich das Subintestinalgefäss neuerdings in 2 den Darm ringförmig umgreifende Aeste, die sich in der dorsalen Mittellinie wieder zu einem bis an das hinterste Leibesende verlaufenden Rückengefäss vereinigen. Bei Cirratuliden (Chaetozone) fehlt in der hintern kiemenlosen Körperregion sowohl ein gesondertes Rückengefäss- als ein Darmgefässnetz. Beide werden hier durch einen continuirlich den Darm (innerhalb seiner Muskelwandung) umgebenden Blutsinus ersetzt. Dieser Blutsinus setzt sich nach vorn in ein mächtiges, pulsirendes Rückengefäss (Herz) fort, welches die ganze Kiemenregion durchzieht und mittelbar oder unmittelbar Gefässe an die Kiemen abgiebt. Bei Serpuliden ist der Darmkanal meist in seiner ganzen Länge in einen Blutsinus eingebettet und es fehlt ein Rückengefäss. Häufig verlaufen hier zu Seiten des Darmes Seitengefässe, welche durch segmental angeordnete Querschlingen mit dem Bauchgefäss in Verbindung stehen und bei den mit einer Thorakalmembran ausgestatteten Serpuliden segmentweise Aeste an diese abgeben, die sich in ihr in ausserordentlich zahlreiche und feine Verästelungen

auflösen. Bei den Serpuliden, wo die Kiemen ausschliesslich am Kopfsegment entwickelt sind, wird jeder Kiemenfaden von einem einzigen Gefäss durchzogen, erst an der Basis der Kiemen trennen sich die zuleitenden und ableitenden Blutwege; bei fast allen übrigen Polychaeten lassen sich in den Kiemen zuleitende und ableitende Gefässe (Kiemenarterien und Kiemenvenen) unterscheiden, die an den Enden der Kiemenfäden in einander übergehen. Bei Capitelliden und Glyceriden fehlt ein von der Leibeshöhle gesondertes Blutgefässsystem. Das Blut ist der Leibesflüssigkeit (Hämolymphe) beigemischt. Nur bei Mastobranchus finden sich noch Rudimente eines den Darm umgebenden Blutsinus. — Bei zahlreichen Polychaeten finden sich in demjenigen erweiterten Theil des Rückengefässes, welchen man als Herz bezeichnet, ein meist braun gefärbter Strang, der frei im Lumen des Herzens liegt. Man bezeichnet ihn als Herzkörper. Seine Funktion ist noch nicht aufgeklärt. Bei Chaetozone ist er in der Dreizahl vorhanden.

Das Blutgefässsystem der Echiuriden (Fig. 137, p. 206) verhält sich sehr einfach. Es besteht aus einem über dem Bauchmark liegenden, den ganzen Körper durchziehenden Bauchgefäss. Hinter dem Munde spaltet es sich (ähnlich dem Bauchmark) in zwei Aeste, die, den Mund zwischen sich fassend, zu beiden Seiten des Kopflappens bis an dessen vorderes Ende hinziehen, wo sie (wie die beiden Schenkel des Schlundringes) in einander übergehen. Aus der Vereinigungsstelle entspringt ein Rückengefäss, welches, nach hinten verlaufend, den Kopflappen durchzieht und dann am Vorderdarm bis an das Hinterende des Kropfes verläuft. Hier theilt es sich in 2 den Darm zwischen sich fassende Schenkel, die vereinigt in das Bauchgefäss einmünden. Das Rückengefäss steht also mit dem Bauchgefäss durch 2 Paar Schlingen in Verbindung, ein vorderes, welches durch die Seitengefässe des Kopflappens dargestellt wird, und ein hinteres an der Grenze von Vorder- und Mitteldarm. Das Rückengefäss setzt sich nicht über den Vorderdarm hinaus nach hinten fort.

Prosopygier. Ein Gefässsystem fehlt den Priapuliden unter den Sipunculaceen und sämmtlichen Bryozoen. Bei Sipunculus finden sich zwei Gefässe, welche den Vorderdarm begleiten, ein dorsales und ein ventrales. Beide endigen hinten in der Gegend, wo sich die Rüsselretractoren an die Leibeswand befestigen. Vorn münden sie in einen vor dem Gehirn an der Basis des Tentakelkranzes gelegenen, die Mundhöhle ringförmig umfassenden Sinus ein, welcher mit dem inneren Hohlraum der Tentakel in Verbindung steht. Durch Contraction des dorsalen und ventralen Gefässes wird die in ihnen enthaltene Flüssigkeit in den Ringsinus und von da in die Tentakel getrieben, die sich in Folge dessen ausdehnen und ausbreiten. In der Gefässflüssigkeit sind die in der Leibesflüssigkeit flottirenden Elemente angetroffen worden, so dass wahrscheinlich eine offene Communikation zwischen Leibeshöhle und Gefässsystem existirt. Bei Phoronis findet sich ein geschlossenes Blutgefässsystem mit rothen Blutkörperchen. Ein dorsales Blutgefäss führt das Blut in ein der Basis der Tentakelkrone entlang verlaufendes Gefäss, von welchem Zweige in die Tentakel abgehen. Andere Zweige führen das Blut zurück in einen zweiten Gefässring, welcher an der Aussenseite des erstern verläuft. Aus dem äussern Gefässring entspringt jederseits ein Gefäss, das sich mit dem der andern Seite unter dem Schlund vereinigt und als Bauchgefäss asymmetrisch

in der linken Kammer der Leibeshöhle nach hinten verläuft und mit zahlreichen seitlichen Blindsäckchen besetzt ist. Ausserdem findet sich ein Blutsinus um den Magendarm. Alle Gefässe sind contractil. — Ueber das Blutgefässsystem der Brachiopoden sind die Ansichten auch der allerneuesten Forscher sehr getheilt. Die einen leugnen die Existenz eines Circulationsapparates. Es handle sich nur um Lückensysteme, die zur Leibeshöhle gehören. Eine andere Untersuchung aber konnte bei verschiedenen Brachiopoden die alte Angabe bestätigen, der zu Folge über dem Magen ein contractiles, schlauchförmiges Herz liegt und über dem Vorderdarm eine Vene, welche aus dem Herzen entspringt. Ausserdem sollen noch Gefässe in den Armen und sogenannte Genitalarterien vorkommen.

Ein Blutgefässsystem fehlt den Rotatorien, Dinophilus und den Chaetognathen.

XII. Geschlechtsorgane.

Im Allgemeinen herrscht bei den Würmern Trennung der Geschlechter. Ausnahmen von dieser Regel bilden, abgesehen von vereinzelten Fällen, die Hirudineen, Oligochaeten, Myzostomiden, Chaetognathen, Phoronis und manche Bryozoen.

Nemertinen. Der Geschlechtsapparat (Fig. 135, p. 204) ist hier sehr einfach. Die Ovarien beim Weibchen und die Hoden beim Männchen sind in grosser Anzahl vorhanden und finden sich in Gestalt von Säckchen bei reifen Thieren in der ganzen Körperregion, in welcher der Mitteldarm verläuft. Sie liegen unter der Muskulatur im Parenchym (Gallerte). Jedes Ovarium und jeder Hode setzt sich zur Zeit der Geschlechtsreife durch einen besonderen Ausführungsgang direkt mit der Aussenwelt in Verbindung. Gewöhnlich liegen die Geschlechtsdrüsen jederseits in einer Längsreihe so, dass je zwischen zwei aufeinanderfolgenden Darmdivertikeln ein Ovarium oder ein Hode liegt. Sie sind also mehr oder weniger regelmässig metamerisch angeordnet, ganz entsprechend der mehr oder weniger regelmässig metamerischen Anordnung der Darmdivertikel selbst. Bei einigen Nemertinen kommen indessen zahlreiche Geschlechtsdrüsen völlig zerstreut im Parenchym vor, immer aber mündet jede Drüse für sich nach aussen. — In der Anordnung der Geschlechtsdrüsen zeigt sich also eine grosse Uebereinstimmung mit den Turbellarien (vornehmlich Polycladen und Tricladen). Bei diesen aber fliessen die ebenfalls von den Geschlechtsdrüsen aus entstehenden Ovidukte und Samenleiter zu gemeinsamen Leitungswegen zusammen.

Nemathelminthen. 1. Nematoden. Der männliche Geschlechtsapparat ist unpaar und mündet am hinteren Körperende in die Kloake, der weibliche ist paarig und mündet an der Bauchseite vor dem After, gewöhnlich in der Nähe der Körpermitte, nach aussen. Der männliche Geschlechtsapparat (Fig. 169) stellt eine einzige, continuirliche, in der Leibeshöhle liegende Röhre dar, welche vom blinden innern Ende bis zur äussern Mündung in verschiedene Abschnitte zerfällt. 1. Der Hodenabschnitt stellt eine dünne, vielfach gewundene Röhre dar, in welche vom blinden Ende her eine solide Achse (Rachis) hineinragt, an welcher die Samenzellen auf verschiedenen Stadien der Entwickelung angeheftet sind. Das Keimlager liegt am blinden soliden Ende der

Hodenröhre. Je weiter gegen den Ausführungsgang zu, auf um so vorgerücktern Entwickelungs- und Reifungsstadien trifft man die Spermatozoen. 2. Der Hodenabschnitt geht in einen kürzeren, erweiterten, schlauchförmigen Abschnitt, die Samenblase, über, und diese mündet durch ein kurzes und enges Endstück, dem Ductus ejaculatorius, in die

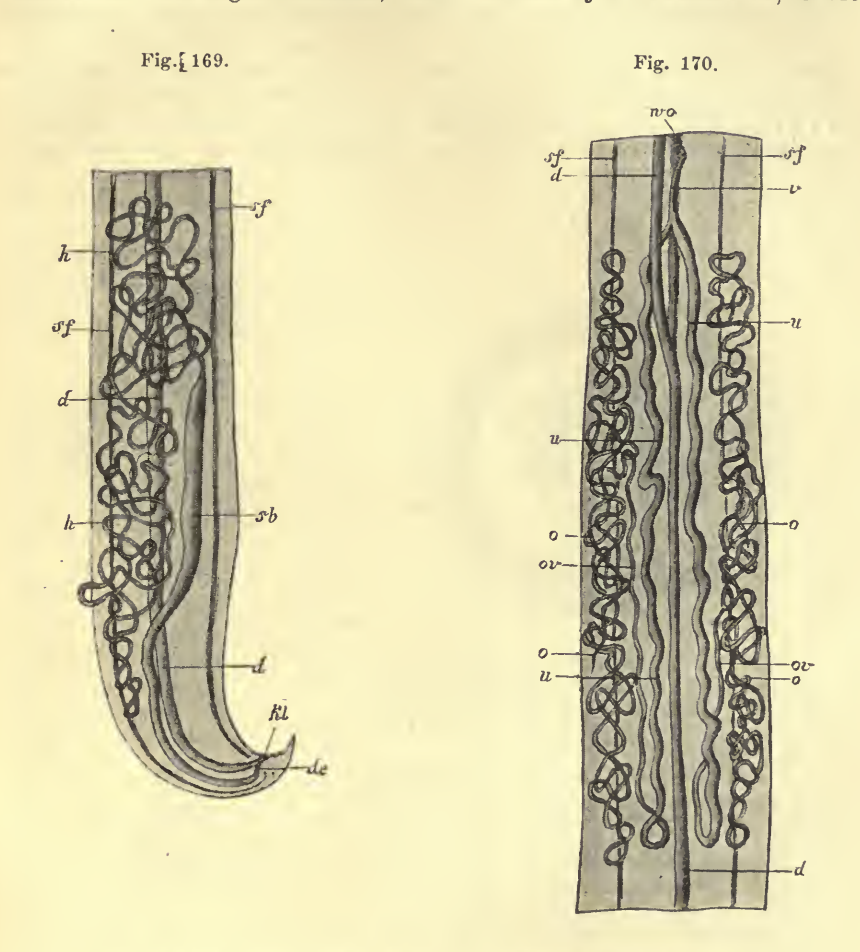


Fig. 169. **Ascaris lumbricoides, männlicher Geschlechtsapparat** (nach VOGT und YUNG). *sf* Seitenlinien, *h* Hoden, *d* Darm, *sb* Samenblase, *kl* Kloake, *de* Ductus ejaculatorius.

Fig. 170. **Ascaris lumbricoides, weiblicher Geschlechtsapparat** (nach VOGT und YUNG). *wo* Weibliche Oeffnung, *v* Vagina, *sf* Seitenlinien, *d* Darm, *u* Uterus, *o* Ovarien, *ov* Ovidukte.

Kloake ein. Ueber dem Ductus ejaculatorius liegen häufig zwei längliche Taschen, Ausstülpungen der Kloake. Jede Tasche enthält ein chitiniges Spiculum. Die Spicula können bei der Begattung durch besondere, sich an die Spiculataschen ansetzende Muskeln aus der Kloakenöffnung vorgestreckt werden. Beim weiblichen Geschlechtsapparat (Fig. 170) wiederholt jede der beiden Geschlechtsröhren im Wesentlichen die Theile des unpaaren männlichen Apparates. Die ausserordentlich lange Ovarial-

röhre liegt in zahlreichen Windungen in der Leibeshöhle. Auch in ihrer Achse liegt eine Rachis, der die jungen Eier aufsitzen. Die Ovarialröhre setzt sich in einen erweiterten Theil, den Uterus, fort, in dessen Anfangstheil gewöhnlich die Befruchtung erfolgt, wenn die Eier nicht schon in dem häufig der Rachis entbehrenden Endabschnitt der Ovarialröhre befruchtet werden. Der Uterus enthält also die befruchteten Eier, die ersten Furchungsstadien derselben und die jungen Embryonalstadien. Die beiden Uteri verbinden sich an ihrem Ende und gehen in einen kurzen, häufig muskulösen, gemeinsamen Endabschnitt, die Vagina über, die ihrerseits durch die weibliche Geschlechtsöffnung in der ventralen Mittellinie nach aussen mündet.

Fig. 171.

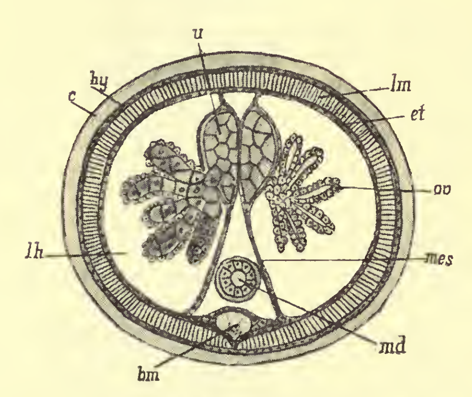
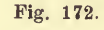


Fig. 172.



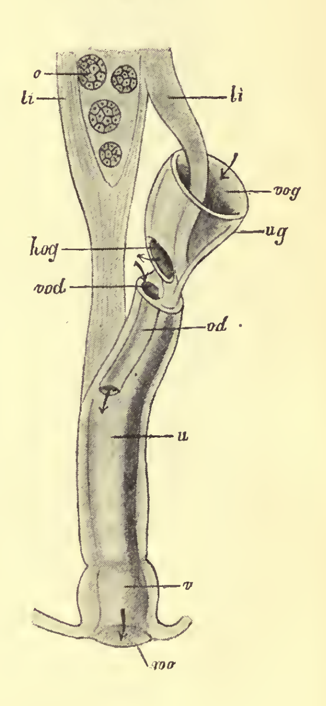


Fig. 171. **Querschnitt durch Gordius** (nach Vejdovský). *lh* Leibeshöhle, *c* Cuticula, *hy* Hypodermis, *u* Uterus, *lm* Längsmuskulatur, *et* Endothel der Leibeshöhle, *ov* Ovarium, *mes* Mesenterien, *md* Mitteldarm, *bm* Bauchmark.

Fig. 172. **Weiblicher Geschlechtsapparat eines Echinorhynchus**, schematisch. *ug* Uterusglocke, *vog* vordere, *hog* hintere Oeffnung derselben, *vod* vordere Oeffnung eines der beiden Ovidukte *od*, *u* Uterus, *v* Vagina, *wo* weibliche Oeffnung, *o* Ovarien, li Sigment. Die Pfeile deuten den Weg an, den die Eier einschlagen, um aus der Leibeshöhle nach aussen zu gelangen.

2. Gordiidae. Der Geschlechtsapparat der Gordiiden ist völlig verschieden von dem der Nematoden. Auch der männliche Apparat ist paarig. Männliche und weibliche Geschlechtsöffnungen münden in den letzten Abschnitt des Darmes (Kloake). Die weiblichen Geschlechtsdrüsen (Fig. 171) sind gelappte Ovarien, welche, in grösserer Anzahl zu Paaren hintereinander liegend, jederseits dem dorsalen Mesenterium anliegen. Sie entwickeln sich erst sehr spät auf Kosten der mesodermalen Zellen, welche bei jungen Gordiiden die Leibeshöhle fast ganz ausfüllen. Die in den Ovarien reifenden Eier gelangen theilweise in die Leibeshöhle, deren beide seitliche Kammern sie vollständig anfüllen und so jene beiden seitlichen Massen von Eiern bilden, die früher irrthümlich für

die Ovarien gehalten worden sind. Das weitere Schicksal dieser Eier ist unbekannt. Ein anderer Theil der Eier aber gelangt aus den Ovarien in zwei von Epithel ausgekleidete Röhren, die im dorsalen Mesenterium liegen. Diese Röhren, die man als Uteri bezeichnen könnte, verlaufen nach hinten, in der Nähe des hintern Leibesendes angelangt, werden sie enger und biegen als Eileiter nach der Bauchseite um, wo sie in ein birnförmiges, drüsiges Anhangsorgan der verschwindend kleinen Kloake, in das sogenannte Atrium, einmünden. Mit dem Atrium steht ferner noch eine unter dem hintersten Theile der Uteri gelegene unpaare Blase, das Receptaculum seminis, in Verbindung, welches bei der Begattung mit Samen erfüllt wird. Am männlichen Geschlechtsapparat sind die wirklichen Hoden noch nicht aufgefunden. Die übrigen Theile entsprechen den verschiedenen Abschnitten des weiblichen Apparates. Wir unterscheiden Samensäcke (entsprechend den Uteri der Weibchen), Samenleiter und die wohlentwickelte Kloake, ein flaschenförmiges Organ, dessen Endtheil ausgestülpt werden kann. Ein dem Receptaculum des Weibchens entsprechendes Organ fehlt.

3. Acanthocephalen. Weiblicher Apparat (Fig. 172). Die Ovarien finden sich nur bei ganz jugendlichen Thieren eingeschlossen in das Ligament, vermittelst dessen der Geschlechtsapparat an der Basis der Rüsselscheide aufgehängt ist. Frühzeitig gelangen Eierhaufen (schwimmende Ovarien), wahrscheinlich durch Bersten des Ligamentes, in die Leibeshöhle, wo sie bei geschlechtsreifen Thieren in grosser Menge neben losgelösten und isolirten Eiern vorkommen. Von hier werden sie durch einen muskulösen Leitungsapparat nach aussen befördert, welcher, trotzdem er aus einer beschränkten, aber für die einzelnen Arten bestimmten und constanten Anzahl von Muskelzellen besteht, doch recht complicirt gebaut ist. Man unterscheidet an ihm zunächst einen Schluckapparat, die Uterusglocke, an deren Grunde sich das hintere Ende des Ligamentes befestigt. Sie steht durch eine grosse vordere und eine kleinere hintere Oeffnung mit der Leibeshöhle in offener Communikation. Sie verengert und erweitert sich abwechselnd und verschluckt so die in der Leibesflüssigkeit flottirenden Eier. Aus der Uterusglocke gelangen die Eier in die vordern Mündungen von zwei kurzen Kanälen, die als Eileiter bezeichnet werden. Die Eileiter münden in einen röhrenförmigen, unpaaren Abschnitt, den Uterus, und dieser öffnet sich durch einen kurzen Endabschnitt, die Scheide, am hinteren Leibesende nach aussen.. Aus der hintern Oeffnung der Uterusglocke werden die mitverschluckten unreifen Eier wieder in die Leibeshöhle zurückbefördert.

Männlicher Apparat (Fig. 173, p. 260). Zwei, seltener drei Hoden liegen im Ligament. Jeder setzt sich in einen Samenleiter fort. Die zwei oder drei Samenleiter besitzen in ihrem Verlaufe je drei beutelförmige Ausstülpungen (Samenblasen). Nach hinten vereinigen sie sich zu einem gemeinsamen, muskulösen Vas deferens, welches an der Spitze eines konischen, muskulösen, vorspringenden Penis in die Bursa einmündet. Letztere ist eine geräumige, taschenartige Einstülpung des hintersten Leibesendes. Sie kann bei der Begattung ausgestülpt werden. Mit dem männlichen Apparat stehen gewöhnlich 3 Paar Kittdrüsen in Verbindung, deren Ausführgänge in den Endabschnitt des Vas deferens (Ductus ejaculatorius) einmünden.

Annulata. Die Hirudineen sind hermaphroditisch. Ihr männlicher Geschlechtsapparat (Fig. 174) zeigt im Allgemeinen folgenden Aufbau. Mehrere Hoden liegen in paariger und segmentaler Anordnung in der mittleren Körperregion, und zwar gewöhnlich zwischen den aufeinanderfolgenden seitlichen Divertikeln des Mitteldarmes, in den diese Divertikel trennenden Muskelsepten, die sie in eine vordere und eine hintere Lamelle theilen. Aus jedem Hoden entspringt ein kurzer Ausführgang. Die Ausführgänge aller aufeinanderfolgenden Hoden einer Seite münden in ein die Hodenregion in ihrer ganzen Länge durchziehendes Vas deferens. Vor den vordersten Hoden convergiren die beiden Vasa deferentia gegen die ventrale Mittellinie, um hier durch eine gemeinsame Oeffnung und in einigen Fällen durch einen gemeinsamen unpaaren Begattungsapparat (Penis) sich nach aussen zu öffnen.

Fig. 173.

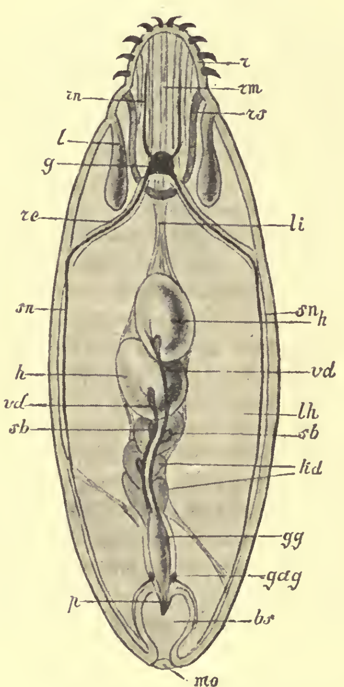


Fig. 174.

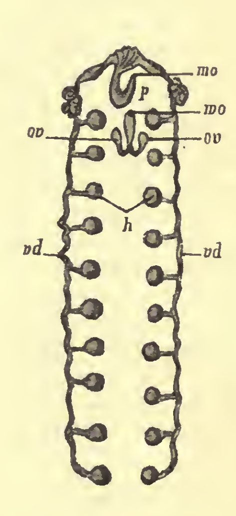


Fig. 174. **Geschlechtsorgane von Hirudo.** *p* Penis, *mo* männliche, *wo* weibliche Geschlechtsöffnung, *ov* Ovarien, *h* Hoden, *vd* Vas deferens.

Fig. 173. **Halbschematische Darstellung der Organisation eines männlichen Echinorhynchus.** *r* Rüssel mit Widerhaken im ausgestülpten Zustande, *rm* Rückziehmuskeln des Rüssels, *rs* Rüsselscheide, *rn* Rüsselnerven, *g* Gehirnganglion, *re* Retinacula, *li* Ligament, *sn* Längsnerven, *h* Hoden, *vd* Vas deferens, *sb* Samenblasen, *kd* Kittdrüsen, *gg* gemeinsames Vas deferens, *gag* Geschlechtsganglion, *bs* Bursa, *mo* männliche Geschlechtsöffnung, *lh* Leibeshöhle, *p* Penis.

Die Zahl der Hoden kann sich in einzelnen Fällen beträchtlich vermehren (Nephelis, Lumbricobdella) und dies geschieht wahrscheinlich durch Auflösung eines jeden Hodens in mehrere Hodenbläschen. — Häufig treten

am letzten Theil der Vasa deferentia Complikationen auf. Bei Hirudo z. B. windet sich das Vas deferens, bevor es durch einen kurzen Endgang in den Penis einmündet, jederseits knäuelartig auf. Mit dem Penis stehen oft Drüsen in Verbindung. Die männliche Geschlechtsöffnung liegt bei Hirudo im 10. Segment, an der Grenze des 30. und 31. Ringes.

Der weibliche Geschlechtsapparat (Fig. 174) liegt hinter der männlichen Oeffnung und gewöhnlich zwischen den Vasa deferentia. Er besteht zunächst aus 2 Ovarien. Aus jedem Ovarium entspringt ein Ovidukt, der, indem er sich mit der andern Seite verbindet, in einen sackartig erweiterten, muskulösen Endabschnitt, die Vagina (Gnathobdellidae) eintritt oder direkt nach aussen mündet (Rhynchobdellidae).

Bei Landblutegeln (Lumbricobdella, Cylicobdella) bleiben die Ovidukte bis zur Einmündung in die Vagina getrennt. Die Ovarien treten hier in Mehrzahl als Anschwellungen der Ovidukte auf. Bei den Rhynchobdelliden sind die Ovarien langgestreckte Säcke; bei den im Wasser lebenden Gnathobdelliden sind sie kurz, gelappt, meist in einen rundlichen Sack eingepackt. Bei Hirudo vereinigen sich die Eileiter schon eine Strecke vor dem Eintritt in die Vagina zu einem gemeinsamen Eiergang, in welchen zahlreiche Drüsen (Eiweissdrüse) einmünden. Die weibliche Oeffnung von Hirudo liegt im 11. Segment zwischen dem 35. und 36. Ringe.

Das Verhalten des hermaphroditischen Geschlechtsapparates der Hirudineen erinnert lebhaft an die bei Turbellarien (Polycladen und Tricladen) bestehenden Verhältnisse.

Oligochaeten. Die Geschlechtsorgane der Oligochaeten zeigen, besonders was den ausleitenden Apparat anbetrifft, so durchgreifende Unterschiede von denen der Hirudineen, dass eine Zurückführung beider auf einen gemeinsamen Typus zur Zeit nicht möglich ist. Hoden und Eierstöcke sind stets in sehr beschränkter Zahl, die ersteren zu einem oder zu zwei Paaren, die letztern in einem Paare vorhanden. Die erstern liegen immer vor den letztern. Der gesammte männliche und weibliche Geschlechtsapparat nimmt eine beschränkte Anzahl von Segmenten im Vorderkörper ein. Gewöhnlich bilden zwischen dem 9. und 14. Segment liegende Segmente die Geschlechtszone. Seltener (Aphanoneuren, Chaetogastriden) liegen die Geschlechtsorgane weiter vorn. Während bei den Hirudineen, Nemertinen und Nematoden die Ei- und Samenleiter, ähnlich wie bei den Plathelminthen, direkte kanalartige Fortsetzungen der Ovarien und Hoden sind, sind sie bei den Oligochaeten von Anfang an von den Keimdrüsen getrennt und zeigen in ihrem Bau grosse Uebereinstimmung mit den Nephridien. Sie werden denn auch ziemlich allgemein als Nephridien betrachtet, welche die Aufgabe der Ausleitung der Geschlechtsprodukte aus dem Körper übernommen haben. Immerhin darf nicht vergessen werden, dass die Samen- und Eileiter, wenn sie wirklich umgewandelte Nephridien sind, in den betreffenden Segmenten überzählige Nephridien darstellen, indem bei den Lumbriciden in den Genitalsegmenten die typischen Nephridien ganz so wie im übrigen Körper neben den Ei- und Samenleitern im erwachsenen Zustande, bei den übrigen Oligochaeten im jugendlichen Zustande fortbestehen. Am männlichen Geschlechtsapparat müssen wir drei Theile unterscheiden, nämlich die Hoden, die Samensäcke und die Samenleiter. Bei den Lumbriciden finden sich fast allgemein zwei Paar Hoden, während die übrigen Oligochaeten nur ein Paar besitzen. Die

Hoden scheinen sich überall frühzeitig in die Bildungszellen der Spermatozoen aufzulösen, so dass sie bei erwachsenen, geschlechtsreifen Thieren höchstens als Rudimente fortbestehen. Die Samenbildungszellen werden nämlich frühzeitig in besondere Samensäcke aufgenommen, in denen sie ihre weitere Entwickelung durchmachen und die reifen Samenfäden liefern. Diese Samensäcke, früher als Hoden betrachtet, sind grosse Blasen, die sich an den Dissepimenten der Hodensegmente entwickeln. Sie bilden sich als taschenförmige Ausstülpungen der hintern Lamelle der Dissepimente. Ihr Binnenraum wird durch Lamellen in zahlreiche Fächer und Kammern eingetheilt, in denen die sich entwickelnden Spermatozoen liegen, und communicirt durch eine Oeffnung mit der Leibeshöhle. In welcher Weise die Samenbildungszellen aus den Hoden in die Samensäcke hineingelangen, ist unbekannt. Die Samensäcke zeigen in ihrer Zahl und in ihrem speciellen Verhalten sogar bei nahe verwandten Gattungen und Arten beträchtliche Abweichungen. Bei einigen Lumbriciden bildet sich ein mittlerer unpaarer Theil aus, eine Samenkapsel, und die Samensäcke erscheinen dann nur als paarige Anhänge dieser Samenkapsel. Nur bei Chaetogastriden kommen keine Samensäcke zur Entwickelung. Die Spermabildungszellen machen in dieser Familie ihre Entwickelung in der Leibeshöhle durch, und die reifen Samenfäden werden aus der Leibesflüssigkeit von den Trichtern der Samenleiter direkt aufgefangen. — Jeder Samenleiter besteht aus einem praeseptalen Samentrichter, aus einem das Septum durchbohrenden Samengang, der durch einen erweiterten Endabschnitt, das Atrium (durch Einstülpung des äussern Integumentes entstehend), nach aussen mündet. Wo nur ein Hodenpaar vorhanden ist, findet sich gewöhnlich auch nur ein Paar Samenleiter. So bei den Naidomorphen, Chaetogastriden, Tubificiden und Enchytraeiden. Bei den übrigen Oligochaeten aber, insbesondere bei den Land-Oligochaeten und den meisten Lumbriculiden existiren zwei Paar Samenleiter. Und zwar sind dabei entweder alle vier Samenleiter vollständig von einander getrennt, oder es mündet jederseits der vordere und hintere in ein gemeinsames Atrium (viele Lumbriculiden), oder es vereinigt sich der Samengang des vordern mit dem Samengang des hintern Samenleiters jederseits zu einem gemeinsamen Samengang, der ohne Bildung eines Atriums nach aussen mündet (Lumbricidae). Die Samentrichter liegen in denselben Segmenten, wie die Hoden. Bei denjenigen Lumbriciden, wo eine mediane Samenkapsel vorhanden ist, liegen sie in dieser. Weiblicher Geschlechtsapparat. Er besteht aus den beiden Ovarien, den beiden Eileitern und den sogenannten Samentaschen oder Receptacula seminis. Die Eier machen entweder ihre Reifung in den Ovarien durch oder es zerfallen die Ovarien in einzelne Gruppen von Eizellen. In jeder Gruppe entwickelt sich dann nur eine Zelle zu einem Ei. Bisweilen gelangen die Eier aus den Ovarien in besondere, den Samensäcken entsprechende Eiersäcke und erst von hier durch die Eileiter nach aussen. Bei vielen niedern Oligochaeten fehlen besondere Eileiter. Man weiss noch nicht genau, in welcher Weise hier die Eier nach aussen befördert werden. Die Samentaschen (Receptacula seminis) sind paarige Säcke, die in besondern Segmenten der Geschlechtszone nach aussen münden. Sie entstehen als Einstülpungen des Integumentes, kommen bei den meisten Oligochaeten in einem Paare, bei den Lumbriciden hingegen in zwei (seltener drei) Paaren vor. Sie sind gegen die Leibeshöhle zu geschlossen, stehen mit

dem übrigen Geschlechtsapparat in keinerlei Verbindung und werden bei der Begattung von aussen mit Samen erfüllt.

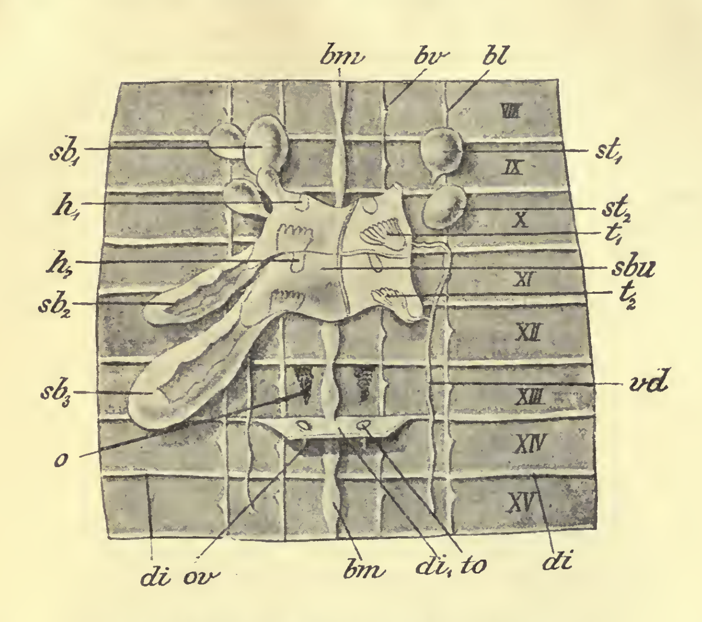


Fig. 175. **Lumbricus agricola. Geschlechtsorgane** (nach VOGT und YUNG). Rechts sind die Samensäcke und ein Theil der unpaaren Samenkapsel entfernt. *bm* Bauchmark, st_1, st_2 Samentaschen, t_1, t_2 Samentrichter, *sbu* unpaare Samenkapsel, *di* Dissepimente, an ihrer Basis abgeschnitten, *vd* Vas deferens, *to* Trichter der Ovidukte, *o* Ovarien, *ov* Ovidukt, di_1 Stück des Dissepimentes zwischen dem 13. und 14. Segment, sb_1, sb_2, sb_3 paarige Samensäcke, h_1, h_2 Hoden, *VIII—XV* 8. bis 15. Segment.

Zum besseren Verständniss des Gesagten möge hier an der Hand der Abbildung, Fig. 175, der Geschlechtsapparat von Lumbricus agricola besprochen werden. Im 9. und 10. Segment sieht man die beiden Samentaschen (Receptacula seminis), im 10. und 11. die durch eine quere Scheidewand in eine vordere und hintere Abtheilung getheilte Samenkapsel mit ihren 3 linken Anhängen, den Samensäcken. Rechts sind die 3 Samensäcke und die Decke der Samenkapsel entfernt; man sieht den vordern und hintern Hoden der rechten Körperseite, ferner die beiden rechtsseitigen Samentrichter und ihre Samengänge, die sich im 12. Segment mit einander zu dem unpaaren rechten Samengang vereinigen, welcher im 15. Segment ausmündet. Im 13. Segment liegen die beiden Ovarien zu beiden Seiten des Bauchmarks. Dahinter an der Vorderseite des Dissepimentes zwischen dem 13. und 14. Segment die Trichter der beiden Eileiter, welche letztere im 14. Segment nach aussen münden.

Polychaeten. Hier kann ich mich kurz fassen. Die Polychaeten sind mit ganz vereinzelten Ausnahmen getrennt geschlechtlich. Der Mutterboden, aus dem sich gewöhnlich nur während gewisser Geschlechtsperioden die Ovarien oder Hoden entwickeln, ist das Endothel der Leibeshöhle. Die Lage der Keimdrüsen wechselt ausserordentlich. Bald

finden sie sich an den sogenannten Genitalplatten, bald an den Dissepimenten, bald an Mesenterien, bald sind sie Wucherungen des Endothelüberzuges des Bauchgefässes u. s. w. Die Ovarien oder Hoden wiederholen sich gewöhnlich in vielen oder doch mehreren Segmenten. Ihre Form wechselt so sehr wie ihre Lage, bald stellen sie Zellwülste oder Polster dar; bald massive Kolben, bald Büschel von Strängen u. s. w. Die Eier oder die Spermazellen lösen sich früher oder später von den Ovarien und Hoden los und reifen freischwimmend in der Leibesflüssigkeit. Von hier aus werden sie durch die zur Zeit der Geschlechtsreife mehr oder weniger stark modificirten Nephridien oder durch zu Genitalschläuchen umgewandelte Nephridien nach aussen entleert.

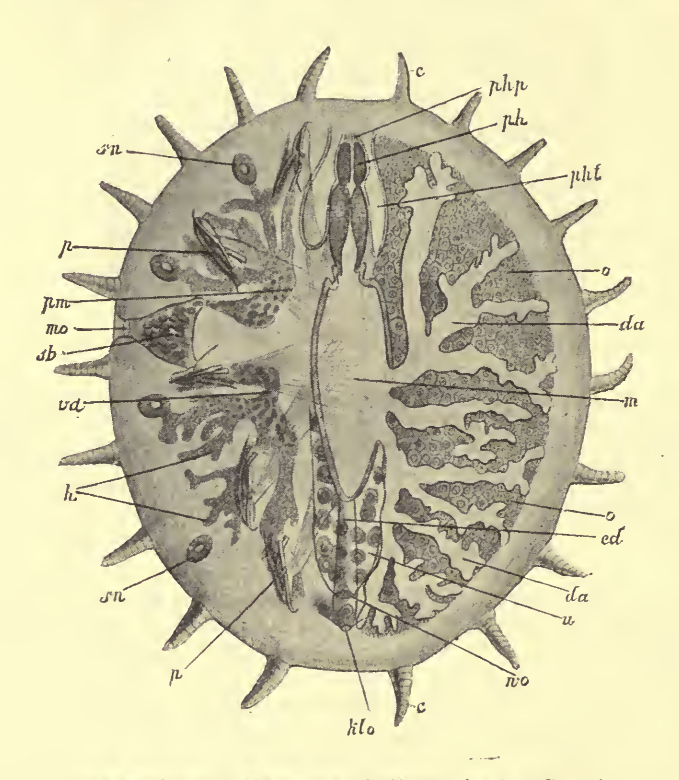


Fig. 176. **Organisation von Myzostoma cirriferum** (nach v. Graff). Links sind die Parapodien *p*, die Saugnäpfe *sn* und der männliche Geschlechtsapparat dargestellt. Rechts die Darmäste *da* und Eierstöcke *o*. *c* Cirren, *php* Pharynxtentakel, *ph* Pharynx, *pht* Pharyngealtasche, *m* Magen (Mitteldarm), *ed* Enddarm, *u* Uterus, *wo* weibliche Geschlechtsöffnung, die in die Kloake einmündet, *klo* Oeffnung der Kloake, *pm* Muskeln zur Bewegung der Parapodien, *mo* männliche Geschlechtsöffnung, *sb* Samenblase, *vd* Vas deferens, *h* Hoden, *p* Parapodien mit Haken und Stützstab.

Bei Sternaspis findet sich beim Weibchen ein Ovarium, beim Männchen ein Hode. Die Geschlechtsdrüse hat in beiden Geschlechtern die Gestalt eines vierlappigen, zwischen den Darmschlingen liegenden Schlauches, der sich in 2 Ausführungsgänge fortsetzt, die zwischen dem 7. und 8. Segment nach aussen münden. Die Geschlechtsprodukte gelangen nicht in die Leibeshöhle, sondern in den Hohlraum der Geschlechtsdrüse und von da durch den Aus-

führungsgang nach aussen. Ob die Ausführungsgänge modificirte Nephridien darstellen, müssen neue Untersuchungen entscheiden.

Die Myzostomiden (Fig. 176 u. 177) sind hermaphroditisch. Ihr Geschlechtsapparat lässt sich nicht recht mit dem anderer Annulaten vergleichen, erinnert vielmehr in manchen Punkten an den Geschlechtsapparat von Plathelminthen. Doch ist es wahrscheinlich, dass es sich hierbei mehr um eine Analogie als um eine Homologie handelt. Bei den geschlechtsreifen Thieren erfüllen zahlreiche Eizellen haufenweise das Parenchym zwischen den Darmästen, vorwiegend auf der Rückenseite. Diese Eimassen werden als Ovarien gedeutet. Es ist aber möglich, dass sie nur aus den von den wirklichen Eierstöcken gelieferten Eiern bestehen. Die Herkunft und Bildungsstätte der Eier ist wenigstens noch nicht sicher erkannt. Die reifen Eier gelangen in einen auf der Dorsalseite

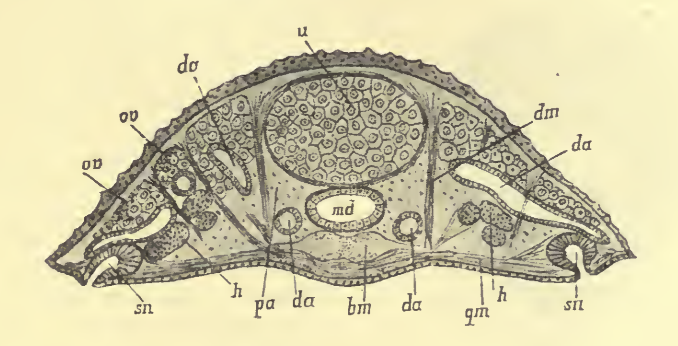


Fig. 177. **Querschnitt durch Myzostoma** (nach v. GRAFF). *ov* Ovarien, *da* Darmäste, *u* Uterus, *dm* dorsoventrale Muskelfasern, *sn* Saugnäpfe, *h* Hoden, *qm* transversale Muskeln, *bm* Bauchganglienmasse, *pa* Parenchym, *md* Darm.

des Magendarms liegenden geräumigen Uterus. Ein dorsaler und 2 seitliche Ovidukte verbinden den Uterus mit der Kloake. Der männliche Geschlechtsapparat ist paarig. Jederseits liegen verästelte solide Hodenstränge im Parenchym, unter dem Darm und seinen Verzweigungen. Jederseits sammelt ein vorderes und ein hinteres Vas deferens den Samen aus den Hoden. Beide Vasa deferentia treten in eine seitlich zwischen der 3. und 4. Sauggrube liegende muskulöse Samenblase ein, die sich am Körperrande nach aussen öffnet.

Prosopygier. Bildungsstätten der Eier und Samenfäden sind bei den Sipunculiden, Phoroniden und Brachiopoden bestimmte Stellen des Endothels der Leibeshöhle. Die Geschlechtsprodukte fallen in die Leibesflüssigkeit, von wo sie durch die Nephridien nach aussen entleert werden. Wir finden also hier dieselben Verhältnisse wie bei den Polychaeten.

Bei den Sipunculiden liegen die Keimstätten meist an der Basis der ventralen Rüsselretractoren. Phoronis ist hermaphroditisch. Die männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte entstehen am asymmetrischen Bauchgefäss. Neuere Untersuchungen machen es wahrscheinlich, dass bei den

meisten, vielleicht bei allen Brachiopoden die Geschlechter getrennt sind. Die Keimdrüsen sind Wucherungen des Endothels der Leibeshöhle und liegen als verästelte oder netzförmige Stränge bei den Testicardines paarweise in der Leibeshöhle der beiden Mantellappen, bei den Ecardines in den Mantellappen und in der Leibeshöhle des Rumpfes oder in letzterer allein (Fig. 150, p. 225, Fig. 178).

Bei den Priapuliden werden die in der Jugend als Exkretionsorgane thätigen Analschläuche später zu den Bildungsstätten der Geschlechtsprodukte. Sie stellen dann Keimdrüsen und Ausführungsgänge zugleich dar.

Bei den Bryozoen kommt, wie es scheint, ziemlich regellos, bald Vertheilung der Geschlechter auf verschiedene Personen, bald Hermaphroditismus vor. Die Ovarien und Hoden entstehen bei den Ectoprocten als Zellwucherungen an der Innenseite der Leibeswand oder am Funiculus. Die erstere Lage ist am meisten für das Ovarium, die letztere für den Hoden charakteristisch. Doch entstehen bei Süsswasserbryozoen (Fig. 139, p. 207) auch die Statoblasten, die als parthenogenetische Eier zu betrachten sind, am Funiculus. Besondere Ausführungsgänge fehlen. Die Eier und Spermatozoen fallen in die Leibeshöhle. Wie sie von da nach aussen gelangen, ist noch nicht sicher ermittelt. Manche Forscher haben angenommen, dass bei hermaphroditischen Bryozoen eine Selbstbefruchtung in der Leibeshöhle stattfindet. Bei vielen marinen Ectoprocten (Chilostomen und einigen Cyclostomen) werden die reifen (befruchteten?) Eier in besondere kapselartige Aussackungen der Leibeswand, die sogenannten Ooecien oder Ovicellen aufgenommen, die als durch Knospung entstandene modificirte Personen betrachtet werden. Doch ist diese Auffassung bis jetzt ganz ungenügend begründet. Die Endoprocten scheinen getrennt geschlechtlich zu sein, vielleicht aber verhält sich die Sache so, dass sich die Ovarien und Hoden nicht gleichzeitig entwickeln. Zwei Hoden liegen zwischen Magen und Leibeswand, sie setzen sich in 2 Samenleiter fort, welche in eine Samenblase einmünden, die sich durch einen Porus in das Vestibulum (vertiefte Stelle zwischen den Tentakeln, in deren Grunde der Mund liegt) öffnet. Aehnlich verhält sich der weibliche Geschlechtsapparat: 2 Ovarien, 2 Ovidukte und ein unpaarer Endabschnitt, der durch einen Porus in das Vestibulum ausmündet. Der Geschlechtsapparat der Pterobranchien ist noch nicht genügend bekannt; unter den beiden Augen von Cephalodiscus liegen 2 Ovarien.



Fig. 178. **Schematische Darstellung der Organisation eines Brachiopoden von der Rückenseite**; die dorsale Schale und Mantelhälfte entfernt. *a* Arme, *mh* Mantelhöhle, *m* Mund, *l* Leber, *ma* Magen, *n* Nephridien, *an* Anus, *g* Genitaldrüse, *vs* Theil der ventralen Schale, welcher über die dorsale nach hinten vorragt, *v* vorn, *h* hinten, *r* rechts, *l* links.

Rotatorien (Fig. 162, p. 246). Hier herrscht Trennung der Geschlechter. Die meist unpaare, selten paarige weibliche Keimdrüse liegt neben, gewöhnlich unter dem Darm und besteht aus 2 Abschnitten, einem Keimstock, welcher die Eikeime liefert, und einem Dotterstock, welcher die jungen Eizellen mit reichlichem Dotter ausstattet. Die Keimdrüse, welche wir als Keimdotterstock bezeichnen können, ist von einer Membran umgeben, welche sich in den in die Kloake ausmündenden feinen Ovidukt fortsetzt. Der letzte Theil des Oviduktes, in welchem die Eier oft einige Zeit verweilen, kann als Uterus bezeichnet werden. Beim Männchen findet sich ein Hoden mit Vas deferens und vorstreckbarem Penis, welcher letztere am hintern Körperende liegt und durch den auch die contractile Endblase der Nephridien nach aussen mündet.

Dinophilus (Fig. 163, p. 247) ist getrennt geschlechtlich. Ein Ovarium liegt ander der Leibeshöhle zugekehrten Fläche der Darmwand, und zwar ventral an der Grenze zwischen Mitteldarm und Enddarm. Vielleicht entwickelt es sich aus einem bis jetzt allerdings noch nicht nachgewiesenen Endothel. Die reifen Eier fallen in die Leibeshöhle und werden durch einen vorübergehend auftretenden vor dem After gelegenen Porus der Leibeswand nach aussen entleert. Die männlichen Geschlechtsorgane sind zur Zeit noch nicht genügend bekannt. Beim Männchen von D. apatris findet sich am Hinterende ein kegelförmiges Organ (Penis), das in einer Tasche liegt, aus der es vorgestreckt und in welche es zurückgezogen werden kann.

Die Chaetognathen (Fig. 152, p. 226) sind hermaphroditisch. Die Ovarien sind zwei langgestreckte Schläuche, welche im hintern Theile der beiden seitlichen Kammern der Rumpfleibeshöhle liegen. Sie sind in ihrer ganzen Länge seitlich an der Leibeswand durch ein Mesenterium befestigt, welches sie allseitig sackförmig umhüllt. An der äussern Seite eines jeden Ovariums, von dessen Mesenterium mit umhüllt, verläuft ein langgestreckter Ovidukt, vorn blind endigend, hinten nahe dem Septum, welches Rumpf und Schwanz trennt, nach aussen mündend. Man weiss noch nicht, wie die Eier in die Ovidukte gelangen und nach aussen entleert werden. — Die zwei Hoden liegen als in die Leibeshöhle vorspringende Zellwülste oder Keimlager in den Seitenlinien der Leibeswand des Schwanzsegmentes. Gruppen von jungen Samenbildungszellen lösen sich los und gerathen in die beiden seitlichen Kammern der Schwanzhöhle. Von hier werden die reifen Spermatozoen durch die Samenleiter nach aussen entleert. An jedem Samenleiter unterscheidet man einen innern flimmernden Trichter, einen Samengang und eine Samenblase, die seitlich am Schwanzsegment nach aussen mündet. — Wir treffen also, vornehmlich am männlichen Geschlechtsapparat, ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Chaetopoden, Sipunculiden, Phoronis und den Brachiopoden.

Geschlechtlicher Dimorphismus bei Würmern. Abgesehen von der Verschiedenheit der innern Geschlechtsorgane und äussern Begattungsapparate finden sich bei vielen getrennt geschlechtlichen Würmern unbedeutende äussere Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen. Bei einigen Würmern aber bedingen Unterschiede in der inneren Organisation, im äussern Habitus und in der Grösse zwischen den beiden Geschlechtern einen auffallend grossen sexuellen Dimorphismus. Dies gilt vornehmlich für die Rotatorien, Dinophilus und Bonellia. Es ist immer das Männchen,

welches dem Weibchen gegenüber verkümmert und meist zwerghaft erscheint. Die Rotatorienmännchen sind kleiner als die Weibchen, mit verkümmertem Darmkanal und vereinfachtem Räderapparat. Sie sind bis jetzt nur bei der Minderzahl der Gattungen und Arten bekannt und sind viel seltener als die Weibchen. Nur bei Seison gleichen die Männchen den Weibchen. Befruchtung der Rotatorieneier ist bis jetzt nicht beobachtet. Die Weibchen erzeugen gewöhnlich zweierlei Eier, zarthäutige Sommereier und hartschalige Wintereier, welche den Winter überdauern. Bei Dinophilus vorticoides sind die beiden Geschlechter nicht verschieden, bei D. apatris aber ist das Männchen kleiner, ohne Wimperringe. Mund, Darm und After fehlen. — Geradezu winzig klein im Verhältnis zum Weibchen sind die in ihrem Habitus einem rhabdocoelen Turbellar nicht unähnlichen, allseitig bewimperten Männchen von Bonellia, welche in verschiedener Anzahl parasitisch am Rüssel, im Oesophagus und zuletzt in dem als Uterus und Eileiter dienenden Nephridium des Weibchens leben. Der Darmkanal ist ohne Mund und ohne After. Ein Gefässsystem fehlt; ebenso der als Rüssel stark entwickelte Kopflappen des Weibchens. Im Ganzen bleiben die Männchen, abgesehen von den Geschlechtsorganen, auf der Stufe einer Larve zurück. Bei einigen Myzostomiden kommen sogenannte complementäre Männchen vor, welche beträchtlich kleiner als die hermaphroditischen Individuen, auf denen sie leben, sind. Ihre Organisation gleicht derjenigen der Hermaphroditen. Da man in ihrem Körper Rudimente von Ovarien und Ovidukten aufgefunden hat, so lassen sich die complementären Männchen nur als ursprüngliche Hermaphroditen mit einseitig entwickeltem männlichen Geschlechtsapparat oder als junge Hermaphroditen mit noch nicht ausgebildetem weiblichen Geschlechtsapparat auffassen.

XIII. Parthenogenesis.

Fortpflanzung durch unbefruchtete Eier kommt bei Rotatorien und Bryozoen sicher vor. Früher nahm man an, dass nur die Sommereier der Räderthiere zu ihrer Entwickelung der Befruchtung nicht bedürfen, während die Wintereier befruchtet werden müssen. Doch ist auch bei diesen letztern der Act der Befruchtung bis jetzt nicht beobachtet. Parthenogenetische Eier sind die Statoblasten der Süsswasserbryozoen, die übrigens auch bei einigen marinen Bryozoen vorkommen sollen. Es sind Eier, die in harte Hüllen eingeschlossen sind, an welchen mancherlei Einrichtungen (Luftringe, Fortsätze u. s. w.) vorhanden sind, die dazu dienen, die Statoblasten in der Luft oder im Wasser auszubreiten.

XIV. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospung und Theilung.

Viele Würmer, vornehmlich die Nemertinen, Chaetopoden, Sipunculiden, Phoronis und die Bryozoen, zeichnen sich durch ein hoch entwickeltes Regenerationsvermögen aus, welches für die Erhaltung des Individuums und der Art von grösstem Nutzen ist. Durch schädigende äussere Einflüsse verloren gegangene, abgebrochene, abgebissene etc. Körpertheile werden rasch wieder regenerirt, sogar solche, welche mit die wichtigsten Organe des Körpers enthalten, z. B. der vordere Körpertheil mit dem Gehirn. Isolirte Bruchstücke des Körpers vermögen sich bisweilen zu ganzen Thieren zu regeneriren. Auf eine solche zufällige Vermehrung durch freiwilligen oder gewaltsamen Zerfall des Körpers mit nachfolgender Regeneration wird

sich vielleicht einst, wie schon früher angedeutet wurde, überall im Thierreich die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Knospung und Theilung zurückführen lassen.

Eine solche Fortpflanzung kommt im Kreise der Würmer vor bei Polychaeten, Oligochaeten und Bryozoen.

Polychaeten. Eine Capitellide, Clistomastus, schnürt, höchst wahrscheinlich periodisch, den die Geschlechtsprodukte enthaltenden Hinterleib vollständig ab, um ihn periodisch durch Regeneration wieder neu zu bilden. Bei einer Syllidee: Haplosyllis spongicola, die in Schlupfwinkeln am Meeresgrunde lebt, bilden sich an einer Anzahl hinterster Segmente die Fussstummel und Borsten bei nahender Geschlechtsreife kräftiger aus. Die Zone derartig modificirter Segmente, in welcher sich Geschlechtsprodukte entwickeln, löst sich los und schwimmt als geschlechtliche Schwimmknospe frei im Meere umher, die Geschlechtsprodukte ausbreitend. Bei andern Syllideen (Syllis, Autolytus) bildet sich am Vorderende der Schwimmknospe ein neuer Kopf mit hoch entwickelten Augen, und zwar schon, bevor sie sich loslöst. Die losgelöste Schwimmknospe stellt dann ein completes Individuum (Person) dar, in welchem die Geschlechtsprodukte reifen. Das Individuum, von dem sich die Knospe losgelöst hat, erzeugt keine Geschlechtsprodukte, vermag aber an seinem Hinterende neue Schwimmknospen zu bilden. Die losgelösten Schwimmknospen oder Geschlechtsthiere können sich, abgesehen von den Geschlechtsorganen, auch in andern, hauptsächlich äussern Organisationsverhältnissen von dem Mutterthiere unterscheiden. Wir haben also einen Generationswechsel vor uns. Ein ungeschlechtlich bleibendes Mutterthier erzeugt auf ungeschlechtlichem Wege successive Tochterthiere, die sich loslösen, auf geschlechtlichem Wege, durch befruchtete Eier, fortpflanzen und von dem Mutterthier auch äusserlich abweichen: ungeschlechtliche und geschlechtliche Generation. Bei Myrianida (ebenfalls eine Syllidee) entstehen am Mutterthiere schon neue Knospen, bevor sich die hinterste abgelöst hat. So entsteht eine Kette von Knospen, von denen die hinterste die älteste, die vorderste die jüngste ist. Es handelt sich hier um eine axiale Knospung, welche mit der Strobilation grosse Aehnlichkeit hat.

Oligochaeten. Lumbriculus pflegt im Herbst in Stücke zu zerfallen, die sich alle zu ganzen Thieren zu regeneriren vermögen. Bei den Gattungen Aeolosoma und Ctenodrilus hat man bis jetzt keine Geschlechtsorgane und keine geschlechtliche Fortpflanzung, sondern nur ungeschlechtliche Fortpflanzung beobachtet. Bei Ctenodrilus monostylos schnürt sich der Körper in der Mitte ein und theilt sich schliesslich in 2 Stücke, von denen sich jedes wieder theilen kann. Erst nach der Loslösung regenerirt sich jedes Theilstück wieder zu einem normalen Thiere. Anders bei Ct. pardalis. Hier tritt in jedem Segment (mit Ausnahme des vordersten) hinter dem Dissepiment des vorhergehenden Segmentes eine Knospungszone auf, in welcher sich Gehirn, Schlund u. s. w. bilden. Die Ausbildung dieser Knospungszonen erfolgt von vorn nach hinten. Schliesslich trennen sich die so umgestalteten Segmente. An jedem setzt sich Vorder- und Enddarm mit dem Mitteldarm in Verbindung und es bildet sich die typische Segmentirung an ihm aus, so dass es zu einem completen Individuum wird. Bei Aeolosoma werden, ähnlich wie bei den Syllideen, mehrere hintere Segmente in die erste Knospe mit einbezogen. Während sich an dieser vorn der Kopf bildet, wächst sie sowohl als das Mutterthier in die Länge, und letzteres bildet hinten wieder Knospen, bevor sich die erste und älteste, zugleich

hinterste Knospe losgelöst hat. Am complicirtesten sind die Knospungsvorgänge bei Naiden und Chaetogaster, indem hier sowohl an dem (vordern) Mutterindividuum, als an dem Tochterindividuum neue Knospungserscheinungen auftreten, bevor sich beide von einander losgelöst haben. So entstehen Ketten von mehreren Individuen, die verschieden alt und verschieden weit ausgebildet sind. Das Alter und die Ausbildungsstufe lässt sich durch eine Formel angeben. A bezeichnet das vorderste und älteste Individuum, an welchem zuerst das Tochterindividuum B auftrat; darauf kam die Knospe C am Individuum B zur Anlage u. s. w. Eine z. B. bei Nais barbata zu beobachtende Knospenfolge (von vorne nach hinten) ist folgende: A, F, D, B, E, C. Schliesslich löst sich die Kette in die einzelnen Glieder auf, die sich nun nicht mehr ungeschlechtlich fortpflanzen, sondern die Zahl ihrer Segmente vermehren und als Geschlechtsindividuen die Geschlechtsprodukte zur Entwickelung bringen können. Es herrscht also auch hier insofern eine Art Generationswechsel, als geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung sich gegenseitig ausschliessen.

XV. Stockbildung.

Die in Tiefseeschwämmen lebende eigenthümliche Syllis ramosa bildet durch seitliche Knospung vielfach verzweigte und verästelte Stöcke, an denen, in Uebereinstimmung mit den meisten übrigen Syllideen, besondere sich loslösende Geschlechtsindividuen zur Entwicklung gelangen. Dies ist der einzige Fall von seitlicher Knospung bei Chaetopoden. — Durch seitliche Knospung entstehen bei den Bryozoen ganz allgemein Thierstöcke von der verschiedenartigsten Gestalt. Bald sind sie baumförmig, bald büschelförmig, bald flechten- oder krustenartig ausgebreitet, bald erheben sich zahlreiche Einzelthiere auf einem kriechenden Stamm. So wiederholen sich bei den Bryozoen vornehmlich die bei den Hydroiden bestehenden Verhältnisse. Nur allein bei Loxosoma lösen sich die Knospen ab, so dass es nie zur Bildung eines dauernden Stockes kommt. — An den Stöcken vieler Chilostomen-Bryozoen finden sich eigenthümliche Anhänge, sogenannte Vibracularia und Avicularia. Die erstern sind Knöpfe an der Wand der gewöhnlichen Individuen (Zooecien), welche je eine lange Borste tragen, durch deren ausgiebige Bewegungen wahrscheinlich Nahrungspartikelchen herbeigeholt werden und das die Kolonie umgebende Wasser in Bewegung versetzt wird. Die gestielten Avicularien sind Greifapparate, welche kleine Thierchen so lange festhalten, bis diese absterben. Der Mechanismus ist ein ähnlicher, wie bei einer Krebsscheere oder bei einem Vogelschnabel; ein beweglicher Ast ist auf einem unbeweglichen eingelenkt und wird durch eine besondere, kräftige Muskulatur bewegt, so dass sich die Scheere öffnen und schliessen kann. Avicularien und Vibracularien werden, ebenso wie die früher erwähnten Ooecien oder Ovicellen, als umgebildete, darmlose Personen betrachtet. Doch steht die Annahme eines Polymorphismus der Chilostomen-Stöcke bis jetzt noch auf schwachen Füssen. Bei marinen Bryozoen stehen alle Personen eines Stockes durch ein Netzwerk von Nervenfäden mit einander in Verbindung, welches man als Colonialnervensystem bezeichnet hat.

XVI. Ontogenie der Würmer.

Die Eier der Würmer sind entweder holoblastisch alecithal oder holoblastisch telolecithal. In letzterem Falle kann der Dotter in sehr ver-

schieden grosser Menge vorhanden sein. Der Beschaffenheit des Eies entsprechend nimmt die Furchung und Gastrulation einen verschiedenen Verlauf. Bald führt (beim holoblastischen alecithalen Ei, Beispiel Sagitta) eine totale und ziemlich äquale Furchung zur Bildung einer Coeloblastula und darauf durch Invagination zur Bildung einer Coelogastrula. Bald ist die Furchung mehr oder weniger inäqual und oft mit Micromerenbildung verbunden (vergl. p. 122, Furchung von Bonellia). Es finden sich je nach der Menge des im Ei abgelagerten Dotters alle Uebergänge von einer Coeloblastula zu einer Sterroblastula, von einer Invagination zu einer Epibolie und von einer Coelogastrula bis zu einer Sterrogastrula. Alecithale Eier oder telolecithale Eier mit wenig Nahrungsdotter, Coeloblastulae und Coelogastrulae

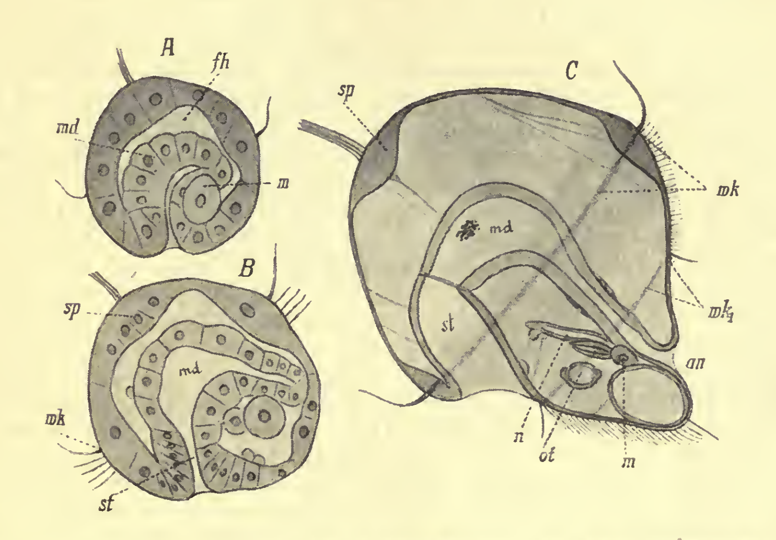


Fig. 179. *A*, *B*, *C* **Drei Entwickelungsstadien der Larve (Trochophora) von Eupomatus,** von der Seite. *m* Polzellen des Mesoderms, *md* Mitteldarm, *fh* Furchungshöhle, *sp* Scheitelplatte, *wk* praeoraler Wimperkranz, *st* Stomodaeum, wk_1 postoraler Wimperkranz, *n* larvales Kopfnephridium, *ot* Otolith, *an* After. Nach HATSCHEK.

finden sich in Wurmgruppen, bei denen sehr frühzeitig eine frei herumschwimmende und sich selbständig ernährende Larve zur Entwickelung gelangt. Dies ist der Fall bei sehr vielen marinen Würmern, vornehmlich bei Nemertinen, Polychaeten, Sipunculiden, Bryozoen, Phoronis, Brachiopoden, Chaetognathen. Telolecithale Eier mit viel Nahrungsdotter, Sterroblastulae und Sterrogastrulae finden sich da, wo das sich entwickelnde Thier erst sehr spät, in einem dem erwachsenen ähnlichen Zustande, sich selbständig zu bewegen und zu ernähren anfängt, vornehmlich da, wo eine sogenannte direkte Embryonalentwickelung stattfindet: Oligochaeten, Hirudineen, Rotatorien.

Ich will zunächst an einem willkürlich gewählten Beispiel die Entwickelung einer Wurmlarve aus einer Gastrula in grossen Zügen schildern und dann zu einem Vergleich der verschiedenen Larvenformen der Würmer übergehen. Ich wähle eine Polychaetenlarve, und zwar die einer Serpulide, Eupomatus uncinatus (Fig. 179). Die Blastula hat ein enges Blastocoel. Die Zellen der obern animalen Hälfte sind kleiner und zahlreicher als die

der untern, vegetativen. Die ersteren bilden das Ectoderm, die letzteren das Entoderm. Frühzeitig treten an einer Seite der Blastula, welche wir als Analseite bezeichnen können, 2 kuglige Zellen an der Grenze zwischen Ectoderm und Entoderm besonders deutlich hervor. Durch das Auftreten dieser Urmesodermzellen wird die Blastula bilateral-symmetrisch. Man kann ausser einer aboralen oder animalen Seite und einer oralen oder vegetativen Seite auch ein vorn und hinten (wo die 2 Urmesodermzellen liegen) und mithinein rechts und links und eine Medianebene unterscheiden. Die beiden Urmesodermzellen liegen rechts und links von der Medianebene. — Die vegetative oder entodermale Wand der Bastula stülpt sich dann in die Furchungshöhle ein, indem zugleich das Ectoderm sich über den eingestülpten Theil (den Urdarm) vorwölbt. Der Vorgang nimmt also zwischen Invagination und Epibolie eine vermittelnde Stelle ein. — Zugleich rücken die Urmesodermzellen am hintern Rande des Blastoporus in die Tiefe zwischen Entoderm und Ectoderm, also in die Furchungshöhle. Die Gastrulabildung erfolgt so, dass der Blastoporus eine mediane ventrale Längsspalte darstellt. Diese schliesst sich von hinten nach vorn, bis vorn, also excentrisch, nur noch eine kl-ine Oeffnung übrig bleibt. — An der Gastrulalarve tritt frühzeitig ein äquatorialer Wimperkranz auf, den wir von nun an als praeoralen Wimperkranz bezeichnen. In dessen basalem Zellpolster entwickelt sich ein Ringnerv. Am aboralen Pol verdickt sich das Ectoderm zur Anlage der Scheitelplatte, welche einen Wimperschopf trägt. Unmittelbar um den verengten Blastoporus stülpt sich das Ectoderm trichterförmig ein und bildet den larvalen Schlund oder das Stomodaeum, welches sich immer mehr dem vordern ventralen Rande des praeoralen Wimperkanzes nähert. Der Urdarm verlängert sich nach unten und hinten. Von den Ur- oder Polzellen des Mesoderms lösen sich durch Theilung mehrere kleinere Zellen ab, welche sich in der Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle) ausbreiten und verschiedene larvale Organe: Muskelfasern und die larvale Kopfniere bilden. Die primäre Leibeshöhle dehnt sich aus. Die hinter und unter dem praeoralen Wimperkranze gelegene Körperhälfte nimmt eine kegelförmige Gestalt an. Die Spitze des Kegels bezeichnet das Hinterende. Vom Hinterende bis zum Mund plattet sich der Körper ab. Auf der dieser Bauchseite gegenüberliegenden Rückenfläche bricht das Hinterende des Darmes durch eine geringfügige Einstülpung des Ectoderms, das Proctodaeum mit After, nach aussen durch, und zwar unweit vor dem Hinterende der Larve. Diesem letzteren diametral entgegengesetzt liegt an dem vom praeoralen Wimperkranz umsäumten Scheitelfelde die Scheitelplatte, welche wenigstens einen Theil der Anlage des Gehirnes darstellt. Ein Pigmentfleck (Auge) entsteht asymmetrisch in einer Zelle des Scheitelfeldes. Hinter dem Munde tritt ein schwächerer postoraler Wimperkranz auf. Das ganze Ectoderm zwischen praeoralem und postoralem Wimperkranz ist mit kürzern Cilien besetzt und bildet so eine adorale Wimperzone. Vom Munde bis zum Hinterende bildet sich eine schmale medioventrale Wimperzone. Zwei Gehörbläschen entwickeln sich aus zwei Ectodermzellen unmittelbar hinter dem postoralen Wimperkranz und rücken später in die Tiefe. Von den beiden in der Nähe des Hinterendes gelegenen Polzellen des Mesoblastes aus entwickeln sich nach vorn durch Abschnürung kleinerer Zellen und fortwährende Theilung derselben zwei Zellstreifen oder Zellbänder, die dem ventralen Ectoderm jederseits anliegen, es sind die beiden Mesodermstreifen. — Die Larve ist jetzt auf dem Stadium angelangt, welches man als Trochophora-Stadium be-

zeichnet. Sie schwimmt vermittelst der Wimperkränze frei umher. Der hinterste kleinere Körpertheil mit Darm, Proctodaeum, hinterem Theil der Mesodermstreifen stellt die Anlage des später gegliederten Rumpfes plus Aftersegment dar, der ganze grosse übrige Theil enthält die Anlage des Kopf- oder Mundsegmentes.

Larven vom Trochophoratypus kommen nicht nur bei Würmen, sondern auch bei Mollusken in grosser Verbreitung vor.

Nachdem wir nun eine Polychaeten-Trochophora kennen gelernt haben, wollen wir die wichtigsten übrigen Wurmlarven betrachten.

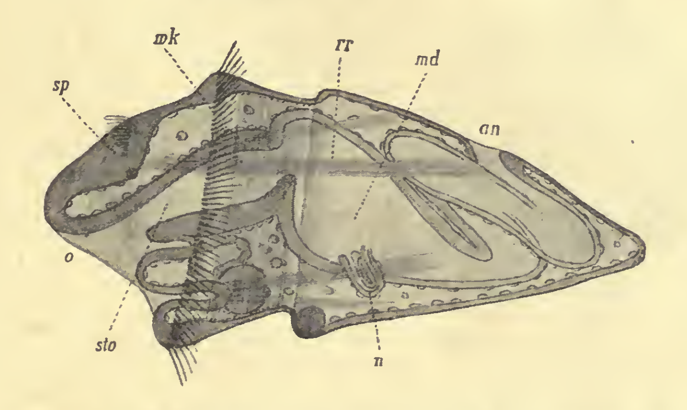


Fig. 180. **Larve von Sipunculus** (nach Hatschek). *o* Mund, *sp* Scheitelplatte, *sto* Stomodaeum, *wk* postoraler Wimperkranz, *rr* Retractoren des Vorderkörpers (Rüssel), *md* Mitteldarm, *n* Nephridium, *an* After.

Die eben ausgeschlüpfte freischwimmende Larve der Sipunculiden (Fig. 180) ist schon bedeutend weiter entwickelt, als die Polychaeten-Trochophora, mit der sie aber im ganzen eine grosse Uebereinstimmung zeigt. Bei der Sipunculus-Larve fehlt der charakteristische praeorale Wimperkranz der Trochophoralarve, doch soll ein solcher, schwach entwickelt, bei der Phascolosomalarve vorkommen. Dagegen ist ein postoraler Wimperkranz stark ausgebildet. Der Darm besteht, wie bei der Trochophoralarve, aus Stomodaeum, Mitteldarm und Proctodaeum. Das letztere ist etwas vom Hinterende auf den Rücken verschoben, und indem die postanale Körperregion im Vergleich zu der praeanalen unvergleichlich stärker wächst, kommt die für das erwachsene Thier charakteristische vordere Lage des Afters zu Stande. An derselben Stelle wie bei der Polychaeten-Trochophora findet sich die Scheitelplatte mit 2, später 4 larvalen Augenflecken. Eine larvale Kopfniere gelangt nicht zur Ausbildung. Dagegen ist das Mesoderm schon viel weiter entwickelt als bei der Polychaeten-Trochophora. Es sind schon die Retractoren des Vorderkörpers (Rüssel) angelegt und die Anlagen der beiden Rumpfnephridien sind schon ausgebildet. Eine geräumige Leibeshöhle ist vorhanden, aber sie entspricht nicht der primären Leibeshöhle der Trochophora, sondern der secundären, innerhalb der Mesoblaststreifen auftretenden Leibeshöhle der Annulaten, so dass unter der Haut und um den Darm schon eine Lage von Mesodermzellen vorhanden ist, dem parietalen und dem visceralen Blatt des Mesoderms der Annulaten entsprechend. Während aber bei den Annulaten die Mesodermstreifen sich segmentiren und die Leibeshöhle sich dementsprechend auch in die segmentalen hintereinander liegenden Kammerpaare gliedert, unterbleibt

bei den Sipunculiden sowohl eine Segmentirung des Mesoderms als der Leibeshöhle.

Bryozoen. Eine Deutung der verschiedenen, zum grössern Theil noch ungenügend bekannten Larvenformen der Bryozoen und die Feststellung ihrer Beziehungen zum erwachsenen Thier ist sehr schwierig. Ich beschränke mich darauf, die Larve der Endoprocten (Fig. 181, Pedicellina) zu besprechen. Ein auf einem dicken Ringwulst verlaufender Wimperkranz theilt den Körper der Larve in zwei Regionen. In der einen Region, welche wir als orale bezeichnen wollen, und welche überall bewimpert ist, liegen Mund und After, der letztere auf einer kegelförmigen Hervorragung. Hinter dem Munde zeigt sich auf einer Hervorragung ein Wimperschopf. Zwischen Mund und After eine Einsenkung, die Vestibularspalte. Die ganze orale Region kann in die aborale zurückgezogen werden, so dass Mund und After an den Boden einer Einsenkung zu liegen kommen, deren Rand durch den Wimperkranz gebildet wird und die wir als Vestibulum bezeichnen. In der Mitte der aboralen Region erhebt sich ein Wimperschopf. Am Boden dieses Wimperschopfes springt ein aus langen Ectodermzellen bestehendes Organ, die sogenannte Kittdrüse, gegen das Innere der Larve vor. Ausserdem findet sich an der Aboralregion noch ein anderes, nach innen vorspringendes sackartiges Organ, in welches sich von aussen ein kurzer Kanal erstreckt, das sogenannte Dorsalorgan. Beide Organe sollen bei der spätern Metamorphose zu Grunde gehen. Was die innere Organisation anbetrifft, so finden wir ein Stomodaeum, einen sackartigen Mitteldarm und

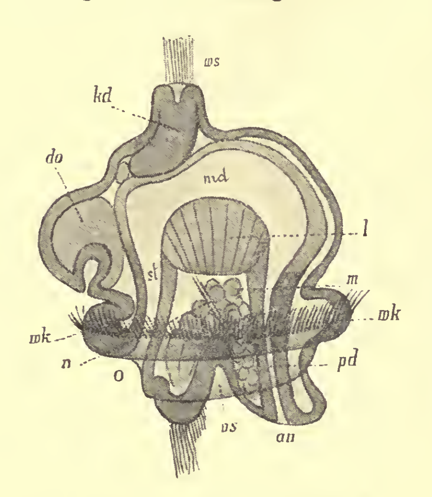


Fig. 181. **Larve von Pedicellina** (nach Hatschek), von der Seite. *o* Mund, *n* Nephridium, *wk* Wimperkranz, *do* Dorsalorgan, *kd* „Kittdrüse", *ws* Wimperschopf, *l* „Leber", *m* Mesodermzellen, *pd* Proctodaeum, *an* Anus, *vs* Vestibularspalte, *st* Stomodaeum, *md* Mitteldarm.

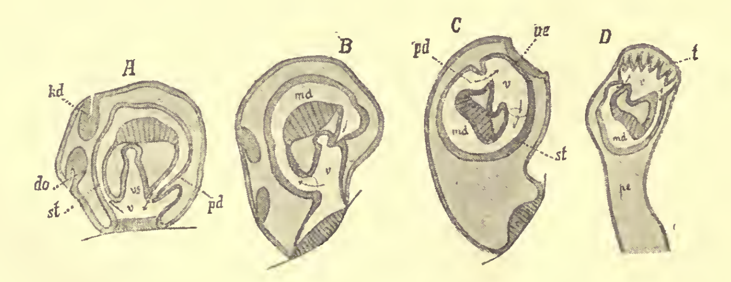
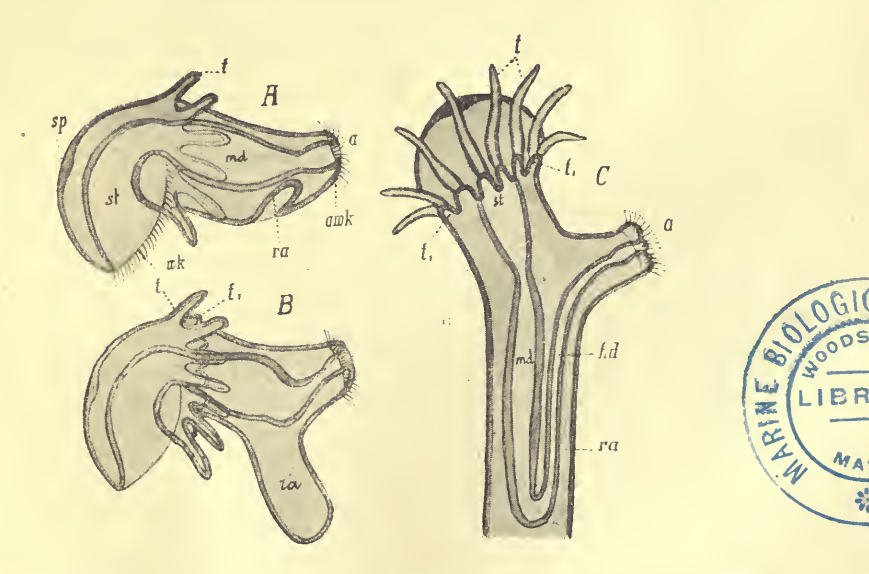
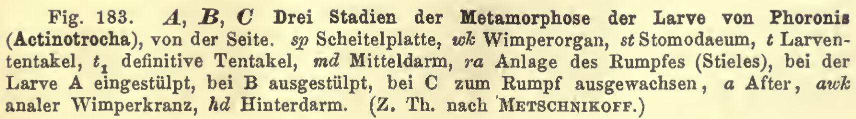


Fig. 182. ***A*, *B*, *C*, *D* Vier Stadien der Metamorphose der festgehefteten Larve von Pedicellina.** *do* Dorsalorgan, *kd* „Kittdrüse", *st* Stomodaeum, *md* Mitteldarm, *pd* Proctodaeum, *v* Vestibulum, *vs* Vestibularspalte, *t* Tentakelanlage, *pe* Stiel. Die Pfeile weisen auf die Richtung vom Mund zum After. *ve* Einstülpung der Leibeswand gegen das Vestibulum; nach Barrois.

einen zum After emporsteigenden Enddarm. Die dem Vestibulum zugekehrte Wand des Darmes ist stark verdickt und wird als Leber bezeichnet. In verschiedener Weise angeordnete Muskeln dienen zur Retraction der Oralregion. Zwischen Magendarm und Körperepithel der oralen Region liegt ein Masse von Mesodermzellen und mit ihr jederseits in Verbindung ein flimmerndes Kanälchen (Nephridien des erwachsenen Thieres?). Wenn man diese Bryozoenlarve, mit welcher die als Cyphonautes bekannte Ectoproctenlarve von Membranipora eine beträchtliche Uebereinstimmung zeigt, mit einer Polychaeten-Trochophora vergleichen will, so muss man den Wimperring dem praeoralen Wimperkranz gleich setzen. Dann würde die sogenannte Kittdrüse mit dem Wimperschopf der Lage nach der Scheitelplatte der Trochophora entsprechen. — Die Weiterentwickelung der Pedicellinalarve ist mit einer eigenthümlichen Metamorphose verknüpft (Fig. 182 A—D). Die Larve setzt sich mit der oralen Region fest, indem sich das Vestibulum zugleich über Mund und After durch Zusammenwachsen seiner freien Ränder schliesst. Darauf macht der ganze Darmkanal mit dem modificirten Vestibulum innerhalb des sackartig ihn umhüllenden Ectoderms eine Drehung, so dass später, umgekehrt wie in der Larve, das Vestibulum mit dem in dasselbe einmündenden Stomodaeum und Proctodaeum dem freien Ende der Larve, der ursprünglichen Aboralregion, zugekehrt ist. Durch eine neue Einstülpung des Ectoderms setzt sich das Vestibulum mit der Aussenwelt in Verbindung; an der Vereinigungsstelle entstehen die Tentakel. — Diesen ontogenetischen Befunden zufolge würde also der After nicht dorsal, sondern ventral hinter dem Munde liegen und ebenso der Ganglienknoten, der also nicht dem Gehirn der übrigen Würmer homolog wäre. — Doch sind zur Klärung der Frage erneute Untersuchungen, hauptsächlich über die Entwicklung des Nervensystems, nothwendig.




Fig. 183. *A*, *B*, *C* **Drei Stadien der Metamorphose der Larve von Phoronis (Actinotrocha)**, von der Seite. *sp* Scheitelplatte, *wk* Wimperorgan, *st* Stomodaeum, *t* Larvententakel, t_1 definitive Tentakel, *md* Mitteldarm, *ra* Anlage des Rumpfes (Stieles), bei der Larve A eingestülpt, bei B ausgestülpt, bei C zum Rumpf ausgewachsen, *a* After, *awk* analer Wimperkranz, *hd* Hinterdarm. (Z. Th. nach Metschnikoff.)

Die Larve von Phoronis (Fig. 183) ist unter dem Namen Actinotrocha bekannt. Mund und After liegen an entgegengesetzten Enden des bewimperten Larvenkörpers. Ueber den Mund hängt ein grosser Kopflappen herunter, dessen Rand stärkere Cilien trägt und der wahrscheinlich dem praeoralen Wimperring der Trochophora entspricht. Im Ectoderm des Kopflappens liegt ein larvales Ganglion (Scheitelplatte), welches bei einer Art mit 4 Augenflecken ausgestattet ist. Hinter dem Munde liegt ein Ring von Larvententakeln und unmittelbar hinter diesen die Anlagen der definitiven Tentakel, an deren Basis der Nervenring der erwachsenen Phoronis sich anlegt. Um den After findet sich ein starker Wimperkranz. Hinter den definitiven Tentakeln auf der Bauchseite liegt die in den Larvenkörper eingestülpte Anlage des Rumpfes. Die secundäre Leibeshöhle ist wohl ausgebildet. Vor der eingestülpten Anlage des Rumpfes liegt jederseits ein Nephridium vom Habitus der Kopfnephridien der Trochophora. Sie werden zu den definitiven Nephridien der erwachsenen Phoronis. — Die so gestaltete Actinotrocha sinkt zu Boden; der eingestülpte Rumpf stülpt sich aus und wächst rasch, indem zugleich der Mitteldarm in ihn hineintritt und eine Schlinge mit aufsteigendem und absteigendem Schenkel bildet. Der ganze Kopflappen mit Scheitelplatte und die Larvententakel werden abgeworfen und von der jungen Phoronis verzehrt. Durch alle diese Vorgänge hat sich der Körper dem erwachsenen Zustande genähert, vornehmlich ist ersichtlich, wie durch die Ausstülpung und das starke Wachsen des Rumpfes und das relativ minime Wachsthum des bleibenden Theiles des ursprünglichen Larvenkörpers der After in die dorsale Nähe des Mundes zu liegen kommt. Der Vorgang lässt sich ungezwungen auf den ähnlichen Vorgang bei Sipunculus zurückführen, nur dass dort die Anlage des Rumpfes nie in den Larvenkörper eingestülpt ist.

Brachiopoden. Die freischwimmende Larve von Argiope (Fig. 184) besteht aus drei hintereinander liegenden Abschnitten, die man als Vorder- Mittel- und Endsegment bezeichnet. Das Vordersegment ist schirmförmig und trägt vorn 4 Augen. Der Schirmrand hat längere Cilien als die übrige Oberfläche. Das Mittelsegment trägt eine dorsale und eine ventrale nach hinten gerichtete und das Endsegment bedeckende Falte. Am freien Rande der ventralen Falte finden sich jederseits 2 Borstenbündel. Vom Darm ist nur der Mitteldarm entwickelt. Es findet sich eine paarige secundäre Leibeshöhle, Mesenterien und Muskeln zwischen Darm und äusserer Haut der Larve. Die Larve setzt sich mit dem Ende des Endsegments fest, welches zum Stiel auswächst. Die beiden Falten des Mittelsegmentes klappen sich nach vorne um und bilden den Mantel, in dessen Mantelhöhle das sich reducirende Vordersegment zu liegen kommt. Die Borstenbündel werden abgeworfen. Das Stomodaeum bildet sich durch eine Einsenkung der Leibeswand des Vordersegmentes, deren Grund in das Vorderende des Mitteldarmes durchbricht. Es liegt etwas unter den Augen, welche später degeneriren. Die Anlage des Nervensystems und der Nephridien wurde nicht beobachtet. — Bei Terebratulina entwickeln sich Tentakel als Knospen am ringförmigen Rande einer vom dorsalen Mantellappen vorspringenden Scheibe. Die Tentakel nehmen an Zahl zu und gruppiren sich hufeisenförmig. Die Tentakelscheibe verlängert sich dann nach vorne in zwei Fortsätze, die Arme, auf welchen die in zweizeiliger Anordnung stehenden Tentakel zu den Armcirren werden. Hierin lässt sich eine grosse Uebereinstimmung mit Bryozoen und Phoronis nicht verkennen. Wenn sich herausstellen sollte, dass bei der Brachiopodenlarve die Stelle am schirmförmigen Vordersegment, wo die Augen liegen, der Scheitelplatte von

Actinotrocha entspricht, so würde die Uebereinstimmung mit der Phoronisentwickelung eine beträchtliche sein. Das Endsegment der Brachiopodenlarve entspricht vielleicht dem sich ausstülpenden Rumpftheile (Stiel) der Actinotrocha. Der orale Nervenring dürfte bei Brachiopoden und Phoronis homolog sein.

Eine bei Nemertinen vorkommende freischwimmende Larve wird als Pilidium (Fig. 186) bezeichnet. Sie ist helmförmig. Man unter-

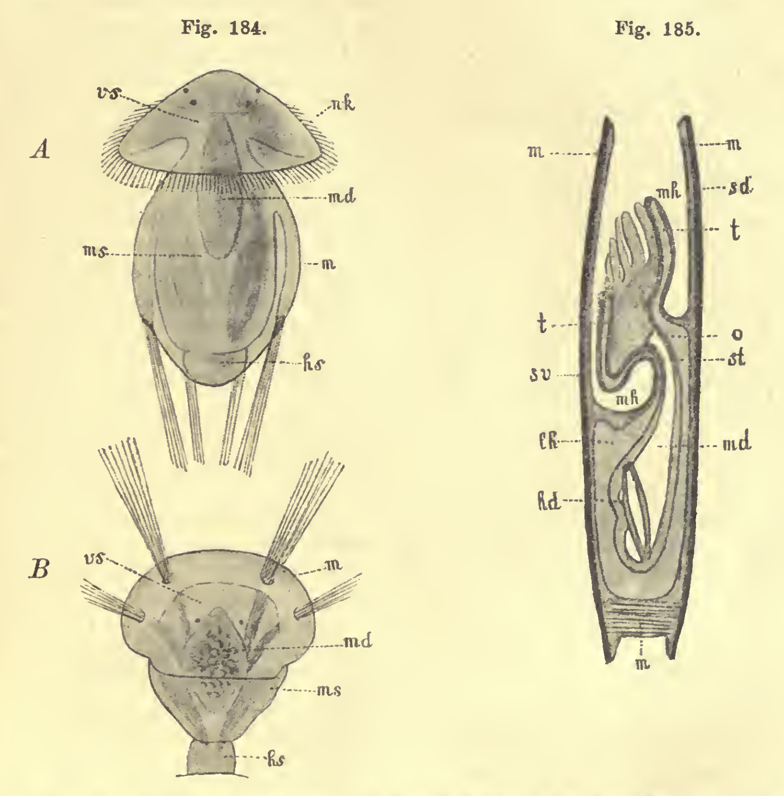


Fig. 184. **A Freischwimmende, B festgeheftete Larve von Argiope,** von oben (nach Kowalewsky). *vs* Vordersegment, *ms* Mittelsegment, *hs* Hintersegment, *m* Mantel, *md* Mitteldarm, *wk* Wimperorgan.

Fig. 185. **Vertikaler medianer Längsschnitt durch einen vorgerückten Embryo von Lingula** (nach Brooks). *m* Mantellappen, *sd* dorsale, *sv* ventrale Schale, *t* Tentakel, *mh* Mantelhöhle, *lh* Leibeshöhle, *st* Stomodaeum, *o* Mund, *md* Mitteldarm, *hd* Hinterdarm, *m* (unten) Schalenmuskel.

scheidet an ihr eine gewölbte aborale Region und eine etwas concave Oralregion. An der Grenze zwischen beiden, dem Rande des Helmes entsprechend, findet sich ein Wimperkranz. Der Basis des Wimperkranzes entlang verläuft ein Nervenring. Der Wimperkranz, welcher dem praeoralen Wimperkranz der Trochophora entspricht, ist rechts und links auf zwei herunterhängende Lappen ausgezogen, den 2 Ohrklappen mancher Helme vergleichbar. Auf der höchsten Stelle der aboralen Region liegt eine grubenförmig vertiefte Ectodermverdickung, welche einen Wimperschopf trägt. Sie entspricht der Lage nach der Scheitelplatte der Trochophora. —

In der Mitte der oralen Region liegt der Mund. Er führt in das Stomodaeum und dieses in einen excentrisch (hinten) gelegenen, blasenförmigen Mitteldarm. Ein Proctodaeum fehlt und gelangt während des Larvenlebens überhaupt nicht zur Ausbildung. Der Raum zwischen Darm und Ectoderm stellt eine geräumige Furchungshöhle oder primäre Leibeshöhle dar. In ihm liegen Muskelfasern und gewöhnlich sternförmig verästelte Mesodermzellen. Das Ectoderm der Oralregion hat sich an 4 Stellen zu 2 Paar Blasen gegen die primäre Leibeshöhle eingestülpt. Ein Paar dieser Blasen liegt vorn, ein Paar hinter dem Stomodaeum. Ich will das Schicksal derselben kurz besprechen (Fig. 187 A, B, C, D). Sie lösen sich vom Ectoderm der Larve ab. Dann verbinden sie sich mit einander zunächst paarweise, dann verschmilzt das vordere verschmolzene Paar mit dem hintern, so dass nun auf der Oralseite des Pilidium, in dessen Leibeshöhle, eine hohle Platte besteht, mit einer innern und einer äussern Wand. Die innere Wand umwächst den Darmkanal von allen Seiten und bildet die bleibende äussere Haut der jungen Nemertine. Die äussere, dünnere Wand bildet dann — innerhalb der Pilidiumhaut — eine sackartige Umhüllung der jungen Nemertine, das Amnion. Die Pilidiumhaut mit Wimperschnur und Scheitelplatte, das heisst das primäre Ectoderm, geht

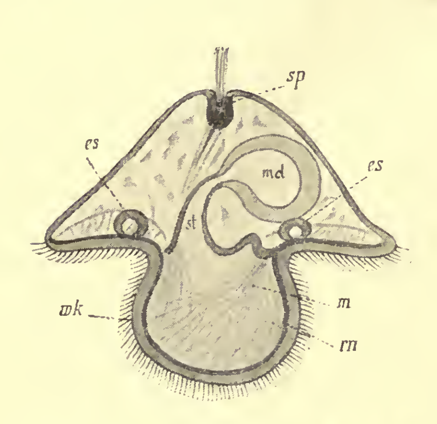


Fig. 186. **Pilidium. Larve einer Nemertine,** von der Seite (nach SALENSKY). *sp* Scheitelverdickung mit Wimperschopf, *wk* Wimperkranz, *rn* Nerv desselben, *m* Muskeln, *st* Stomodaeum, *md* Mitteldarm, *es* Ectodermblasen.

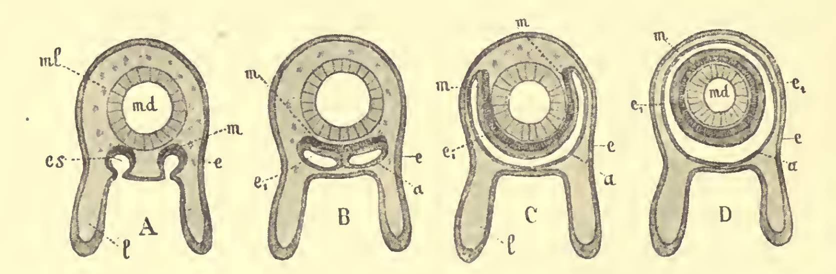


Fig. 187. ***A*, *B*, *C*, *D* Vier schematische Querschnitte durch eine in Metamorphose begriffene Pilidiumlarve, hinter dem Munde,** zur Veranschaulichung der Bildungsweise des Mesoderms und sekundären (definitiven) Ectoderms. *e* Larvenectoderm, e_1 definitives Ectoderm, *a* Amnion-Ectoderm, *es* Ectodermblasen, *m* Mesoderm, *l* seitliche Lappen der Larve, *md* Mitteldarm, *ml* larvales Mesoderm.

beim Ausschlüpfen der jungen Nemertine aus dem Pilidium mitsammt dem Amnion zu Grunde. Frühzeitig findet sich an der Innenseite der Ectodermblasen eine Schicht von Zellen, welche beim Pilidium aus der Ectodermwand der Blasen selbst entstehen, bei der verwandten Desorschen Larve von den in der primären Leibeshöhle liegenden Mesodermzellen abstammen soll. Diese 4 Zellschichten stellen die Anlage des definitiven Mesoderms dar. Das centrale Nervensystem entsteht aus zwei sich zum Gehirn vereinigenden

Ectodermwucherungen an der jungen Nemertine. Sie wachsen nach hinten zu zwei Strängen, den Seitennerven, aus. Der Rüsselapparat geht erstens aus einer oberhalb des Gehirns gelegenen Ectodermeinstülpung und zweitens aus Mesodermtheilen hervor, welche diese Einstülpung umlagern.

Die Pilidiumlarve nimmt eine vermittelnde Stelle ein zwischen der jungen Müller'schen Turbellarienlarve der Polycladen (vergl. p. 167) und der typischen Trochophoralarve. Mit der erstern stimmt sie in dem Fehlen eines Proctodaeums überein. Die 4 Mesodermanlagen entsprechen wahrscheinlich den 4 Mesodermhaufen junger Polycladenlarven oder -Embryonen.

Eine mit dem Pilidium verwandte Nemertinenlarve, die Desor'sche Larve, zeigt die Larvencharaktere weniger ausgebildet. Es fehlt der Wimperkranz und die der Scheitelplatte entsprechende Ectodermverdickung mit Wimperschopf. Aber das definitive Ectoderm wird, in ähnlicher Weise wie beim Pilidium, von Scheiben gebildet, die sich vom primären Ectoderm abgliedern. — Manche Nemertinen entwickeln sich ohne Metamorphose.

Wenn wir die Larvenformen der Würmer überblicken, so sehen wir, dass alle durch Eigenthümlichkeiten im Bau ausgezeichnet sind, welche sich durch den Umstand erklären lassen, dass die Thiere sich auf sehr jungen Entwickelungsstadien selbständig ernähren und frei herum schwimmen. Die einfachsten Bewegungsorgane, welche frühzeitig zur Ausbildung gelangen können, sind Cilien. Sie treten bei allen Larven auf. Allgemein verbreitet sind Wimperkränze und unter diesen am constantesten ein praeoraler, der mit einem besondern Nervensystem (Nervenring) ausgestattet ist. Fast überall findet sich eine geräumige, mit Flüssigkeit gefüllte larvale Leibeshöhle. Die Larven finden sich in einem hydropischen Zustand, der ihr specifisches Gewicht verringert. Sie sind mit einem funktionsfähigen, hohlen Darm ausgestattet und besitzen verschiedene andere funktionsfähige Theile: Nervensystem, Sinnesorgane, Muskeln, Exkretionsorgane. Es ist eine ziemlich allgemeine Erscheinung, dass solche Theile des Larvenkörpers, welche frühzeitig funktioniren, am Ende des Larvenlebens abgeworfen oder resorbirt werden, und dass die Organe des erwachsenen Thieres aus Zellenmaterial entstehen, welches bei der Larve in indifferentem, embryonalem Zustande, als nicht specifisch funktionirender Keim vorhanden ist. Ein Vergleich der Larven mit den erwachsenen Thieren zeigt, dass der Körper der erstern im Allgemeinen seiner Hauptmasse nach dem vordersten Körpertheil der letztern, bei segmentirten Thieren dem Kopfsegment, entspricht. Der kleinere Theil der Larve entspricht dem hintersten Leibesende des Erwachsenen, während der Rumpf, mit Ausnahme des Mitteldarmes, bei der Larve im embryonalen Zustande verharrt. Auch dies ist wieder daraus zu erklären, dass der mit wenig oder keinem Nahrungsdotter ausgestattete Embryo frühzeitig die allernothwendigsten Organe zur selbständigen Ernährung und Bewegung ausbilden muss, und diese unentbehrlichsten Organe liegen vorzugsweise am Vorderende des Körpers. Aus demselben Grunde verstehen wir, weshalb die Bewegungsorgane der Larve, die Wimperkränze, in der Nähe des Mundes, meist etwas vor demselben liegen, dass daneben bisweilen noch ein praeanaler Wimperkranz vorkommen kann und dass bei gewissen (polytrochen) Annelidenlarven erst mit der allmählichen Ausbildung des Rumpfes neue, segmentale Rumpfwimperkränze auftreten.

Die direkte Embryonalentwickelung. Sie findet sich im Grossen und Ganzen mit entschiedener Vorliebe bei Süsswasserwürmern. Wir müssen sie vornehmlich von folgenden zwei Gesichtspunkten aus zu verstehen suchen. 1. Der Embryo ist mit so viel Nahrungsdotter (der gewöhn-

lich in den Entodermzellen abgelagert ist) ausgestattet, dass er unter Verbrauch desselben sich direkt (gewöhnlich innerhalb einer Eischale) bis zu einem dem erwachsenen ähnlichen Zustande entwickeln kann. Damit ist 2. gegeben, dass die für eine freie, selbständige Bewegung und Ernährung nöthigen Organe bei einem sich direkt entwickelnden Embryo unnöthig sind.

Vergleichen wir den Embryo eines direkt sich entwickelnden Wurmes mit einer pelagischen Larve, z. B. einer Trochophora. Ich wähle Lumbricus, bei welchem dem Eie wenig Dotter mitgegeben wird. Das Ei und der sich aus ihm entwickelnde Embryo wird in anderer Weise ernährt. (In jeder Eikapsel finden sich mehrere Eier inmitten einer sie ernährenden Eiweissmasse.) Der Embryo (Fig. 188) ist auf einem gewissen Stadium eiförmig,

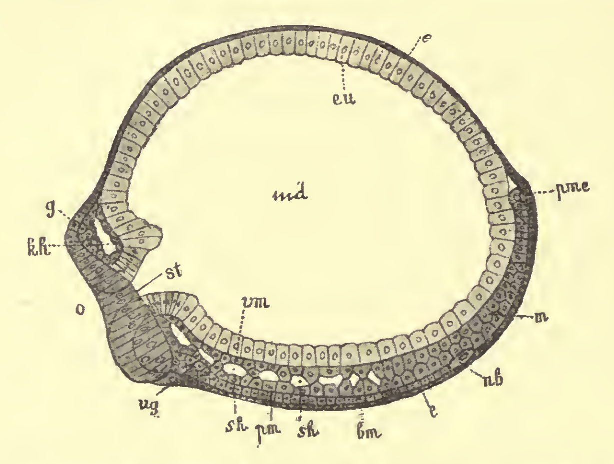


Fig. 188. **Embryo von Lumbricus** (nach WILSON). Optischer medianer Längsschnitt. *e* Ectoderm, *pme* Polzellen des Mesoderms, *m* Mesodermstreifen, *sh* Anlagen der segmentalen Leibeshöhlen im Mesoderm, *nb* Neuroblastzelle, *bm* Anlage des Bauchmarks, *vm* viscerales, *pm* parietales Blatt der Mesodermsomiten, *ug* Anlage des untern Schlundganglions, *g* Anlage des Gehirnes, *kh* Kopfhöhle, *o* Mund, *st* Stomodaeum, *md* Mitteldarmhöhle, *eu* Entoderm.

allseitig von einem dünnen, nicht flimmernden, ectodermalen Epithel umgeben. Vorn, etwas der Bauchseite genähert, liegt der Mund, der, umgeben von einer Epithelverdickung, in ein kurzes Stomodaeum führt. Dieses mündet in einen sehr geräumigen Mitteldarm, dessen Epithelwand allseits der Körperwand dicht anliegt. Nur auf der Bauchseite schieben sich später zu besprechende Zellenmassen, die beiden Keimstreifen, zwischen Darm und Körperepithel ein. Ein Proctodaeum fehlt, es entwickelt sich erst später. Vorn über dem Munde liegt ein Zellenhaufen unmittelbar unter dem Ectoderm, von dem er abstammt: die Anlage des Gehirns. — Bei zahlreichen andern Würmern mit direkter Entwickelung ist der Mitteldarm in Folge der grossen in den Entodermzellen (ursprünglichen Macromeren) enthaltenen Dottermassen nicht hohl, sondern solide. — Da bei einigen Oligochaeten auch embryonale Kopfnephridien beobachtet worden sind, so unterscheidet sich der Embryo eines Oligochaeten von einer Polychaetentrochophora in folgenden Punkten. Es fehlt die Bewimperung und insbesondere fehlt ein praeoraler Wimperkranz. Es fehlen Sinnesorgane (Augen, Wimperschöpfe). Es fehlt eine geräumige Leibeshöhle. Es fehlt noch das Proctodaeum. Dagegen ist, wie wir später sehen werden, das Mesoderm viel weiter entwickelt als bei der oben be-

schriebenen Polychaetentrochophora. — Die vorhandenen Körpertheile des Embryo stellen die Anlagen der definitiven Körpertheile dar. Sie erfüllen nicht, wie bei einer Larve, specifische Funktionen und es gehen bei der Weiterentwickelung selten Körpertheile zu Grunde. Eine Ausnahme bilden die Gnathobdelliden, bei denen eine Metamorphose vorkommt, und wo nach neuen Untersuchungen die Larvenhaut mit einem larvalen Muskel- und Nervensystem, ferner provisorische Rumpfnephridien und der Schlund zu Grunde gehen sollen.

Entwickelung der äussern Haut. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die äussere Haut oder das Körperepithel der Würmer vom embryonalen oder larvalen Ectoderm abstammt. Es wandelt sich entweder das Ectoderm, ohne nennenswerthe Verluste zu erleiden, in das Körperepithel um, oder es werden einige specifisch functionirende Theile des Larvenectoderms abgeworfen, oder es sind nur beschränkte, sich abgliedernde Stellen des Larvenectoderms, welche innerhalb des letztern sich zu dem bleibenden Ectoderm oder zur Körperhaut allseitig um den Körper vereinigen (z. B. Sipunculiden, Nemertinen).

Wir halten diese Vorgänge für eine Art Häutung. Nur bei den Gnathobdelliden unter den Hirudineen soll das secundäre Ectoderm nicht vom Larvenectoderm aus gebildet werden, welches letztere ganz verloren gehen soll. Differenzirungsprodukte des Ectoderms sind die larvalen und definitiven Sinnesorgane, das larvale und definitive Nervensystem, die larvalen und definitiven Borstensäcke (der Chaetopoden). Letztere sind Gruppen sich unter die Haut einsenkender drüsiger Hypodermiszellen, in welchen die Borsten als Sekrete entstehen. Die ectodermalen Borstendrüsen werden umhüllt von mesodermalen Bestandtheilen, welche vornehmlich die Muskulatur der Borstenbündel liefern.

Entwickelung des Mesoderms und der mesodermalen Organe. Das Mesoderm ist für uns ein topographischer Begriff. Alles, was beim erwachsenen Thiere zwischen der äusseren Haut und dem Darmepithel liegt, gehört zum Mesoderm. Die Beziehungen der verschiedenen mesodermalen Organe und Organsysteme, vornehmlich zur äusseren Haut, sind sehr verschiedene. Am innigsten sind sie beim Nervensystem, in Folge seiner Abhängigkeit von den (ectodermalen) Sinnesorganen. Bei einer Reihe von Würmern aus verschiedenen Gruppen, die wir im vergleichend-anatomischen Theile namhaft gemacht haben, verharrt das Centralnervensystem auch beim erwachsenen Thier in der Haut, ist also nicht mesodermal. Im Allgemeinen ist aber die mesodermale Lage des Nervensystems, wie schon bei den Plathelminthen, die Regel.

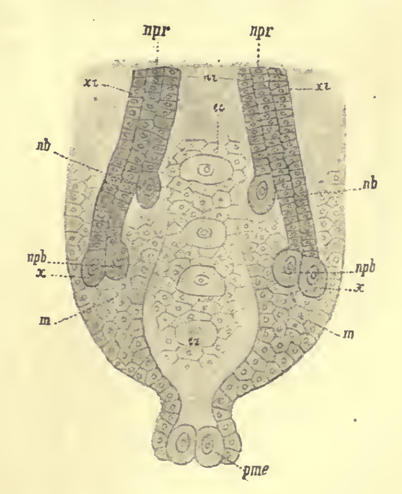


Fig. 189. **Flächenansicht des Keimstreifens eines Lumbricus-Embryo** (nach Wilson). *pme* Polzellen des Mesoderms (Mesoblasten), *nb* Polzellen des Bauchmarks (Neuroblasten), *npb* Polzellen der Nephridialreihen (Nephroblasten), *x* Polzellen von Zellreihen (*xr*) unbekannter Bedeutung, *ec* Ectoderm, *ez* grosse Ectodermzellen, *npr* Nephridialzellreihen, *nr* Neuralzellreihen, *m* Mesoblaststreifen.

Was die ontogenetische Entstehung des Nervensystems anlangt, so sehen wir, dass es sich fast überall vollständig getrennt vom übrigen Mesoderm anlegt und entwickelt. Wir wollen also zunächst die Entwickelung des Nervensystems schildern. Das Gehirn. In einigen Fällen entwickelt sich das Gehirn oder doch ein Theil des Gehirns aus der ectodermalen Scheitelplatte (viele Anneliden, Sipunculiden). Die Elemente der Scheitelplatte selbst scheinen, was nicht im Einzelnen ausgeführt werden kann, im Anschluss an provisorische oder definitive Sinnesorgane (Augen, Scheitelschopf, Tentakel) des Kopfes zu entstehen, und es sind verschiedene Theile, welche eben zur Bildung der Scheitelplatte, eines nervösen Sinnescentrums, zusammentreten. Die Scheitelplatte dürfte also ein ähnliches Organ darstellen, wie der Sinneskörper der Ctenophoren oder die Randcentren der Medusen. Oft wird die Scheitelplatte mit der Larvenhaut abgeworfen (z. B. bei Phoronis, Pilidium) und es entsteht der orale Nervenring oder das Gehirn von neuem aus dem secundären Ectoderm. Bauchmark der Annulaten. Das Bauchmark scheint sich überall getrennt von der Scheitelplatte anzulegen. Es entsteht entweder als eine continuirliche Verdickung des Ectoderms in der ventralen Mittellinie oder als paarige Verdickungen unmittelbar zu beiden Seiten dieser Mittellinie. Die Differenzirung der Bauchmarksanlage in das definitive Bauchmark geht Hand in Hand mit der Ausbildung des übrigen Rumpfes und schreitet von vorn nach hinten fort. Es bleibt entweder, wie auch das Gehirn, zeitlebens mit dem Ectoderm in Verbindung oder es schnürt sich von ihm ab und lagert sich entweder in die Muskulatur der Leibeswand oder noch tiefer in die Leibeshöhle. Am hintern Leibesende erhält es sich fast überall in einem embryonalen Zustande, indem es hier zeitlebens in seiner Bildungsstätte, der Haut, verharrt. — Sehr abweichend von den übrigen Annulaten und Sipunculiden verhalten sich die Hirudineen und unter den Oligochaeten Lumbricus. Hier entsteht das Bauchmark nicht in situ in der ectodermalen Haut, sondern es treten sehr frühzeitig in der Nähe des Hinterendes zwei ectodermale Furchungskugeln (Micromeren) auf, welche unter das Ectoderm sich verlagern und symmetrisch jederseits neben der Medianlinie liegen. Indem sich von diesen Zellen, den Neuroblasten (Fig. 189 *nb*), nach vorne immer neue Zellen, die sich selbst wieder theilen, abschnüren, entsteht jederseits an der ventralen Mittellinie unmittelbar unter der Haut ein Zellstrang. Beide Zellstränge, die einen Theil des Keimstreifens der Hirudineen und von Lumbricus ausmachen, stellen die Anlage des Bauchmarkes dar, das sich von vorn hinter dem Munde nach hinten fortschreitend differenzirt. Diese Verhältnisse sind offenbar so aufzufassen, dass die Anlage des Bauchmarks ausserordentlich localisirt und zugleich auf sehr frühe Entwickelungsstadien zurückverlegt ist. — Die Verbindung des Bauchmarks mit dem Gehirn durch die Schlundcommissur scheint überall erst sekundär zu Stande zu kommen. — Es wird sich vielleicht mit der Zeit herausstellen, dass das Centralnervensystem der Würmer und Plathelminthen ontogenetisch und phylogenetisch aus zwei Haupttheilen hervorgeht, nämlich erstens aus dem sensoriellen Theil des Gehirns, d. h. den vereinigten Sinnescentren oder Sinnesganglien des vordersten Körperendes, und zweitens aus dem motorischen Centralnervensystem, d. h. dem Bauchmark, der Schlundcommissur und dem motorischen Theil des Gehirns der Annulaten, den Längsstämmen und dem motorischen Theil des Gehirns der übrigen Würmer und Plathelminthen. Bei den Nemertinen sollen die Seitennerven vom Gehirn nach hinten auswachsen. Es handelt sich vielleicht hier und auch bei den Turbellarien

um eine Concentrirung des gesammten Centralnervensystems in eine einzigen Anlage.

Ich gehe nun zu der Entwickelung der übrigen Bestandtheile des Mesoderms über. Wie bei Hirudineen und Lumbricus die Anlage des Bauchmarkes auf frühe Stadien zurückverlegt und in zwei Keimzellen, die Neuroblasten, condensirt ist, so zeigen sich bei den Würmern die Anlagen aller übrigen mesodermalen Organe äusserst condensirt, localisirt und auf frühe Stadien zurückverlegt, so dass meistens wenige Keimzellen oder eine beschränkte Keimzone die condensirte Anlage aller mesodermalen Organe mit Ausnahme des Nervensystems darstellen.

Ich will zunächst die bezüglichen Verhältnisse bei Hirudineen (Clepsine) und bei Lumbricus besprechen. Hier treten auf ganz frühen Entwicklungsstadien, noch während der Furchung, an der dem Hinterende des Embryo entsprechenden Seite jederseits 4 oder 5 Micromeren auf, die bald unter die Ectodermmicromeren in die Tiefe rücken oder von ihnen umwachsen werden. Die hintersten 2 sind die grössten, sie liegen dicht aneinander, vor ihnen liegen 3 oder 4 zu Seiten der ventralen Medianlinie (Fig. 189). Die inneren beiden von diesen letztern kennen wir schon, es sind die Neuroblasten. In ähnlicher Weise, wie sich von den Neuroblasten aus 2 Zellreihen nach vorn entwickeln, welche die Anlage des Bauchmarks darstellen, entwickeln sich von den übrigen hintern Polzellen ebenfalls Zellreihen nach vorn. Die jederseits neben der Neuralreihe liegende einfache oder doppelte Zellreihe können wir als Nephridialreihe bezeichnen. Am hintern Ende jeder Nephridialreihe liegt je eine der erwähnten Polzellen, ein Nephroblast. Sie liefert das Bildungsmaterial für die Nephridien, die sich von vorne nach hinten differenziren. Die vordersten Nephridien sind vergänglich, es sind die larvalen oder embryonalen Nephridien. Welche

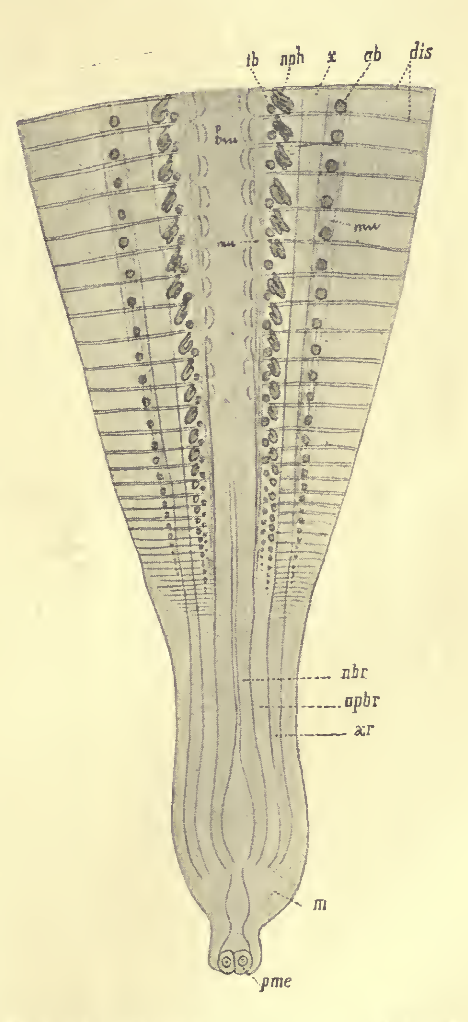


Fig. 190. **Flächenansicht des Keimstreifens eines etwas älteren Lumbricus-Embryo** nach Verschwinden der vordern Polzellen (nach Wilson). *pme* Polzellen des Mesoderms *m*, *x*, *xr* Zellreihen von unbekannter Bedeutung, *npbr* Nephridialzellstreifen, *nbr* Neuralzellstreifen, Anlage des Bauchmarks *bm*, *dis* Dissepimente, *ib* innere, *ab* äussere Reihen von Borstendrüsen, *nph* Anlagen der Nephridien, *mu* Längsmuskulatur.

Theile des Mesoderms die seitlichen Zellreihen mit ihren hintern Polzellen liefern, weiss man noch nicht. — Die Zellreihen, welche von den hintersten grössten Polzellen ausgehen, stellen die Anlage der Leibesmuskulatur, der Endothelien, Septen und Mesenterien dar. Wir werden gleich auf ihre Weiterentwickelung zurückkommen.

Alle Zellreihen zusammengenommen werden als paariger Keimstreifen bezeichnet. Er liegt zu beiden Seiten der ventralen Mittellinie zwischen Darm und Haut. Der Keimstreifen liefert also alle mesodermalen Organe, Nervensystem, Nephridien, Muskeln, Endothel u. s. w. Bei Gnathobdelliden, wo das ganze Larvenectoderm verloren geht, sollen die Keimstreifen sogar noch das definitive Körperepithel liefern. Doch bedarf diese Angabe der Bestätigung.

Bei zahlreichen Würmern kommen ähnliche Keimstreifen vor, wie bei Hirudineen und Lumbricus. Aber es scheint, dass dieselben nicht aus nebeneinander verlaufenden Zellreihen bestehen, sondern dass jeder Keimstreifen das Produkt einer einzigen Polzelle am hintern Ende des Embryo oder der ganz jungen Larve ist. Diese beiden Polzellen habe ich bei Eupomatus als Urmesodermzellen beschrieben. Die von ihnen ausgehenden Keimstreifen werden als Mesodermstreifen bezeichnet; sie scheinen das gesammte Mesoderm mit Ausnahme des Nervensystems zu liefern. Es ist also hier die Anlage fast sämmtlicher mesodermaler Organe auf 2 frühzeitig am hintern Rande des Blastoporus auftretende Blastomeren localisirt und in ihnen condensirt.

Bei der Larve von Lopadorhynchus freilich (eines polychaeten Ringelwurmes) soll sich das Ectoderm an der postoralen sogenannten Bauchplatte beim Wachsthum des Rumpfes von vorn nach hinten in eine innere Muskelplatte und in eine äussere Neuralplatte spalten, aus welcher letztern sich vor allem das Bauchmark bildet.

Weitere Entwickelung des Annulatenkeimstreifens (Fig. 188, 190). Ich wähle Lumbricus. Die beiden Zellreihen des Keimstreifens von Lumbricus, welche von den beiden grossen, hinteren Polzellen ausgebildet werden, fangen frühzeitig an, sich von vorn nach hinten zu differenziren. Ihre Zellen theilen sich. Die einfachen Zellreihen werden dadurch zu soliden Zellplatten oder Zellsträngen. Sie erstrecken sich nach vorn zu beiden Seiten über den Mund hinaus und stossen dorsal über dem Munde zusammen. In diesem Kopftheile des Keimstreifens tritt eine centrale Höhle auf, welche sich vergrössert und zur Leibeshöhle des Kopfes wird. Die äussere Zellschicht legt sich an die äussere Haut des Kopfes an und wird zur äussern Muskulatur und Endothel des Kopfsegmentes. Die innere bildet die Muskulatur des Pharynx und ihren endothelialen Ueberzug. Hinter dem Kopfe treten in den erwähnten Zellsträngen jederseits ebenfalls Spalten auf, welche, in segmentaler Anordnung von vorn nach hinten sich bildend und vergrössernd, die Anlagen der paarigen und segmentalen Kammern der Rumpfleibeshöhle darstellen. Sie trennen die Zellstränge in jedem Segment in ein der Haut anliegendes, parietales und in ein dem Darm anliegendes, viscerales Blatt. So werden die Zellstränge in paarige, segmentweise hintereinander liegende Stücke gegliedert. In jedem Segmente wächst jederseits sowohl das parietale als das viscerale Blatt von der Bauchseite zwischen Haut und Darm gegen den Rücken empor, bis sie in der dorsalen Mittellinie zusammenstossen. Die Scheidewand, welche hier in dieser Weise gebildet wird und die beiden seitlichen Kammern der Leibeshöhle trennt, ist die Anlage des oft vergänglichen dorsalen Mesenteriums. Ein ventrales Mesenterium kommt in ähnlicher Weise zu Stande. Das Zellmaterial, welches die auf-

einanderfolgenden Kammern der Leibeshöhle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Segmenten trennt, wird zu den Dissepimenten. Das parietale Blatt bildet die Muskulatur der Leibeswand und das parietale Endothel; das viscerale Blatt bildet die Muskelschicht des Darmes und das viscerale Endothel.

Entwickelung des Blutgefässsystems. Dieses System legt sich (Terebella, Psygmobranchus) als eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle an, welche zwischen der epithelialen Darmwand und dem ihr anliegenden visceralen Blatte des Mesoderms auftritt. Die Hauptgefässe entstehen als longitudinale Ausbuchtungen des Darmsinus, welche sich schliesslich von ihm abschnüren, indem sie aus der Form einer Rinne in die eines geschlossenen Kanals übergehen. Bei Lumbricus und anderen Oligochaeten legt sich das Rückengefäss in ähnlicher Weise (als Spalten zwischen Darmepithel und Darmfaserblatt), aber paarig an. Die anfangs paarigen Rückengefässe verschmelzen gewöhnlich zu dem unpaaren Dorsalgefäss. Doch kann sich bei einigen Lumbriciden das Rückengefäss in geringerer oder grösserer Ausdehnung auch beim erwachsenen Thier im paarigen Zustande erhalten.

Entwickelung der Nephridien. Im anatomischen Theil unterschieden wir an jedem Nephridium drei Abschnitte: 1. den Trichter, 2. den Nephridialgang und 3. das nach aussen mündende Endstück, das sich oft (bei Hirudineen und Oligochaeten) blasenartig erweitert. Es scheint, dass sich bei Lumbricus die Nephridien in folgender Weise entwickeln. Die Nephridialgänge entwickeln sich paarweise in jedem Segment als Auswüchse der Nephridialzellreihen. Jeder Gang besteht anfangs aus einer oder wenigen Zellen, später aus einer U-förmig gebogenen Zellreihe, welche in die Leibeshöhle vorspringt und so mit einem äussern Endothel ausgestattet wird. Der eine Schenkel der Zellreihe bleibt mit der Haut in Berührung, das Ende des andern legt sich an die hintere Wand des vor ihm liegenden Dissepimentes. Dann erst tritt in der soliden Zellreihe ein innerer Kanal auf. Das Endstück entsteht durch Einstülpung von der äussern Haut her. Der Trichter legt sich anfangs als eine einzige Zelle an der vordern Wand des Dissepiments an der Stelle an, wo an der hintern Wand das Ende des Nephridialganges liegt. Erst secundär wird die Zelle zu einem hohlen und offenen wimpernden Trichter, der sich durch das Dissepiment hindurch mit dem Nephridialkanal in Verbindung setzt. Der Trichter entsteht also gesondert vom Nephridialkanal aus dem Epithel der Leibeshöhle und nicht aus den Nephridialzellreihen. Auch bei den Polychaeten sollen sich Trichter und Nephridialgang eines jeden Nephridiums gesondert anlegen.

Entwickelung der Geschlechtsdrüsen. Es kann als gesichert gelten, dass die Ovarien und Hoden bei den Annulaten und Prosopygiern von besondern Stellen des Endothels der Leibeshöhle aus gebildet werden.

Die Entwickelung des Mesoderms bei den Chaetognathen (Fig. 191). Das Nervensystem liegt hier in der Körperhaut und gehört nicht zum Mesoderm. Dieses letztere entwickelt sich in ganz anderer Weise als bei den bis jetzt besprochenen Würmern. Es bildet sich eine Coelogastrula, deren Hauptachse ziemlich genau der Längsachse der erwachsenen Sagitta entspricht. Der aborale Pol der Gastrula entspricht dem künftigen Vorderende des Körpers. Frühzeitig treten im Grunde des Urdarms zwei sich bald theilende, grosse Zellen aus dem Entoderm heraus. Diese 4 Zellen sind die ersten Anlagen der Hoden und Ovarien. Dann erhebt sich jederseits

aus dem Grunde des Urdarmes eine Falte des Entoderms, welche gegen den Blastoporus zu in die Urdarmhöhle vorwächst. Durch diese 2 Falten wird die Urdarmhöhle in einen mittleren und zwei seitliche Räume getheilt, welche am freien Rande der Falten communiciren. Die mittlere Höhle ist die definitive Darmhöhle, ihre Epithelwände, d. h. die inneren Epithellamellen der Falten, stellen die Anlage des definitiven Darmepithels dar. Sie schliessen sich dorsal und ventral zu dem Darmrohre, das an seinem frei vorragenden Ende die 4 Geschlechtszellen trägt. Die beiden seitlichen Räume, welche gewissermaassen 2 taschenförmige Ausstülpungen des Urdarms (Coelomtaschen) darstellen, repräsentiren die Anlage der Leibeshöhle. Jede Tasche hat eine äussere, dem Ectoderm anliegende und eine innere, dem Darmrohr anliegende Epithelwand. Die erstere ist das parietale, die letztere das viscerale Blatt des Mesoderms. Erstere bildet wahrschein-

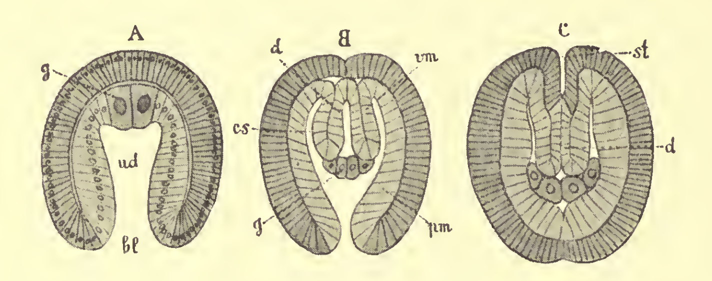


Fig. 191. *A*, *B*, *C* Drei frühe Entwickelungsstadien von Sagitta (nach O. HERTWIG). *A* Gastrula, *bl* Blastoporus, *ud* Urdarm, *g* Urzellen der Geschlechtsorgane, *vm* viscerales, *pm* parietales Blatt des Mesoderms, *d* Mitteldarmanlage, *cs* Coelomsäcke, *st* Stomodaeum, *d* Darm.

lich die Muskulatur und das Endothel der Leibeswand, letztere das Endothel des Darmes. Am aboralen Pol der Larve setzt sich eine kleine Einsenkung des Ectoderms mit dem Darmrohr in Verbindung. So entsteht der bleibende Mund und das Stomodaeum. Der Urmund schliesst sich. Das Darmrohr wird zu einem soliden Strang, der bis an den geschlossenen Urmund, d. h. das hintere Leibesende, fortwächst. Erst später tritt in ihm wieder eine Darmhöhle auf. Auf der Bauchseite etwas vor dem hinteren Leibesende bildet sich der After. Der postanale Darm verkümmert. Die beiden ihm anliegenden visceralen Blätter des Mesoderms werden zum Septum des Schwanzsegmentes. Aus den 4 Genitalzellen entwickeln sich einerseits die Hoden, anderseits die Ovarien. Wir sehen also, dass bei Sagitta für die mesodermalen Organe zwei Anlagen vorhanden sind, erstens 2, (nachher 4) am Grunde des Urdarms liegende, grosse Entodermzellen. Sie stellen die Anlage der Keimdrüsen dar. Zweitens die ganze mittlere und orale Epithelwand des Urdarms; sie stellt eine Keimzone dar, welche sich am Rande des Blastoporus in das Ectoderm, im aboralen Theil der Larve in denjenigen Theil der Wandung des Urdarmes fortsetzt, aus dem der definitive Darm hervorgeht. Diese Keimzone bildet frühzeitig in Folge der oben geschilderten Faltenbildungen zwei seitliche Coelomtaschen, deren Hohlräume die Leibeshöhle, deren Wände das Endothel der Leibeshöhle und wahrscheinlich auch die Mukulatur der Leibeswand liefern.

In ähnlicher Weise wie bei Sagitta treten auch bei einem Brachiopoden, Argiope, frühzeitig zwei hohle seitliche Coelomtaschen des Urdarms auf,

welche, sich von letzterem abschnürend, die Leibeshöhle und das Mesoderm bilden sollen. Doch ist die Entwickelung der mesodermalen Organe bis jetzt nicht genau verfolgt.

Ueber die phylogenetische Bedeutung der verschiedenen Entwickelungsvorgänge, welchen die mesodermalen Organe ihre ontogenetische Entstehung verdanken, sind verschiedene Theorien aufgestellt worden, welche alle auf der Annahme fussen, dass die ontogenetischen Vorgänge bald hier, bald dort genau die phylogenetische Entwickelung recapituliren. Diese Theorien stehen so lange auf schwachen Füssen, als die vergleichende Anatomie noch keine Reihe von Thierformen kennt, welche in entsprechender Weise, wie die successiven ontogenetischen Entwickelungsstadien es thun, uns die allmähliche Entstehung der mesodermalen Organe vor Augen führen. — Schon jetzt erscheint es sehr zweifelhaft, dass das gesammte Mesoderm (mit Ausnahme des Nervensystems) phylogenetisch von einfachen Organen (Coelomtaschen) oder Zellgruppen (den Polzellen des Mesoblastes entsprechend) abstammt, deren Vorhandensein bei einfachen gastrula-ähnlichen Stammformen angenommen wird. Es mehren sich die Beobachtungen, nach denen auch ontogenetisch keine einheitliche Anlage des gesammten Mesoderms vorhanden ist, sondern mehrere Anlagen für die verschiedenen mesodermalen Organe. Dafür liefert unser Ueberblick über die Entwickelungsgeschichte der Würmer vielfache Belege. — Es wird sich vielleicht mit der Zeit herausstellen, dass die Art und Weise, in welcher bei den Cnidarien unter den Coelenteraten die verschiedenen mesodermalen Organe auftreten und aus ihren Bildungsstätten, dem ectodermalen Körperepithel und dem entodermalen Darmepithel, in die Tiefe der Leibeswand rücken, im Wesentlichen derjenigen entspricht, in welcher auch bei den Vorfahren der Plathelminthen und Würmer die mesodermalen Organe ursprünglich entstanden sind. — Es würde sich dann die ontogenetische Entwickelung des Mesoderms als eine stark verkürzte und localisirte und meist auch auf frühe Entwickelungsstadien zurückverlegte darstellen. Wenn bei den Hirudineen (wenigstens Clepsine) und bei Lumbricus im Gegensatz zu den übrigen Annulaten das Bauchmark nicht mehr in situ im Ectoderm entsteht, sondern von zwei frühzeitig auftretenden Blastomeren, den Neuroblasten, aus gebildet wird, so ist nicht einzusehen, weshalb die Polzellen der übrigen mesodermalen Organe (Nephroblasten, Mesoblasten u. s. w.) nicht ebenfalls solche frühzeitig auftretende condensirte und localisirte Anlagen darstellen sollen wie die Neuroblasten. Und warum sollten nicht diese verschiedenen Anlagen selbst wieder in eine gemeinsame Anlage zurückverlegt worden sein, etwa in die früh auftretenden Ur-Mesodermzellen oder in irgend eine Keimzone? Sehen wir doch bei Polycladen auf einem 8-Blastomeren-Stadium die Anlage des gesammten Ectoderms mit Nervensystem auf 4 Micromeren, die Anlage des Mesoderms auf 4 weitere Micromeren, und die Anlage des ganzen entodermalen Darmsystems auf die 4 Macromeren localisirt und zurückverlegt.

Entwickelung des Darmes. Der Darm der Würmer besteht allgemein aus drei Theilen verschiedenen Ursprungs, dem Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm. Aus dem entodermalen Urdarm der Gastrula geht allein der Mitteldarm hervor. Frühzeitig in der Larve setzt sich mit ihm eine vordere ectodermale Einstülpung von aussen, der embryonale oder larvale Schlund oder das Stomodaeum, in Verbindung, während eine ähnliche Einstülpung am Hinterende das Proctodaeum liefert. Während das Proctodaeum direkt zum oft sehr kurzen Enddarm wird, geht aus dem Stomodaeum

nicht immer direkt der Vorderdarm hervor. Bald geht das Stomodaeum, wie z. B. bei Hirudineen, zu Grunde und es bildet sich an seiner Stelle, unabhängig von ihm, ein neuer Schlund. Bald legt sich der definitive Schlund vom Stomodaeum aus an, das als solches ebenfalls zu Grunde geht. So bei vielen Polychaeten. Die häufig als Pharynx so stark entwickelte Muskulatur des Vorderdarmes scheint überall von dem Kopftheile der Mesoderm- oder Keimstreifen gebildet zu werden. Der Ursprung der Muskelwand des Mitteldarmes und seines Endothels — wo ein solches vorkommt — aus dem visceralen Blatt der Mesodermstreifen ist schon geschildert worden.

Litteratur.

Nemertini.

W. C. Mc Intosh. *A monograph of the British Annelids. Part I. Nemerteans. London* 1872—74.

J. v. Kennel. *Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen. Arbeiten d. zool. Instituts in Würzburg. Bd. IV.* 1878.

A. A. W. Hubrecht. *Report on the Nemertea, in: Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Zoology. Vol. XIX. Part LIV. London* 1887.

Abhandlungen von Quatrefages, Hubrecht, Oudemans, Moseley, L. v. Graff, Dewoletzky.

Ueber Ontogenie: Hubrecht, Salensky, Götte, Barrois u. s. w.

Nematodes.

A. Schneider. *Monographie der Nematoden. Berlin* 1866.

R. Leuckart. *Die Parasiten des Menschen. Neue Auflage, in Publikation.*

Werke und Abhandlungen von Meissner, Eberth, Bütschli, Schneider, Leuckart, Claus, E. van Beneden, de Man, Rohde, Schulthess u. s. w.

Ueber Ontogenie: Bütschli, Götte, Hallez u. s. w.

Gordiidae.

F. Vejdovský. *Zur Morphologie der Gordiiden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd.* 43. 1866.

Derselbe. Studien über Gordiiden. Ibid. 46. *Bd.* 1888. *Daselbst weitere Litteratur.*

Acanthocephali.

Carl Baltzer. *Zur Kenntniss der Echinorhynchen, in: Arch. f. Naturgeschichte.* 1880.

A. Säfftigen. *Zur Organisation der Echinorhynchen, in: Morphol. Jahrbuch von Gegenbaur.* 10. *Bd.* 1885.

Abhandlungen von Greef, Schneider, Andres u. s. w.

Hirudinei.

A. Moquin-Tandon. *Monographie de la famille des Hirudinées. Mit Atlas.* 2. *édit. Paris* 1846.

R. Leuckart. *Die Parasiten des Menschen.* 2. *Auflage, im Erscheinen begriffen.*

A. Gibbs Bourne. *Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol.* 24. 1884.

Abhandlungen von Brandt und Ratzeburg (Medicin. Zoologie 1829), *Leydig, O. Schultze, Hermann, Whitman, Jaquet, v. Kennel.*

Ueber Ontogenie: Rathke, Robin, Bütschli, Bergh, Whitman.

Chaetopoda.

Franz Vejdovský. *System und Morphologie der Oligochaeten. Prag* 1884.
Ed. Claparède. *Recherches anatomiques sur les Oligochètes. Genève* 1862.
Derselbe. Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples. Genève 1868. *Supplément* 1870.
Derselbe. Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. Genève 1873.
Ernst Ehlers. *Die Borstenwürmer (Annelida Chaetopoda). Leipzig* 1864—1868.
A. de Quatrefages. *Histoire naturelle des Annelés. Mit Atlas. Paris* 1865.
C. Semper. *Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arbeiten aus dem zool. Institute in Würzburg. Bd. III.* 1876.
B. Hatschek. *Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Bd I.* 1878.
J. Fraipont. *Le genre Polygordius, in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XIV. Berlin* 1887.
H. Eisig. *Die Capitelliden des Golfes von Neapel, in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XVI Berlin* 1887.
E. Meyer. *Studien über den Körperbau der Anneliden. I. Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel.* 7. *Bd.* 1887.
H. de Lacaze-Duthiers. *Recherches sur la Bonellie. Annales d. sciences natur.* 1858.
J. W Spengel. *Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen (Echiuriden betreffend). I. in Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel.* 1879. *II. in Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd.* 34. 1880.
R. Greef. *Die Echiuren (Gephyrea armata), in: Nova acta. Bd XLI. Halle* 1879.
Zahlreiche Abhandlungen und Werke von D'Udekem, Audouin et Milne Edwards, Hering, Gegenbaur, Claparède, Grube, Ratzel, Leydig, Perrier, Vejdovský, Ude, Jaquet, A. Agassiz, Greef, Spengel, Eisig, E Meyer, Pruvost, Vignal, Kükenthal, Ehlers, Hatschek, v. Graff, Riesch, Foettinger, v. Kennel, Bülow u. a.
Ueber Ontogenie: Lovèn, Krohn, Claparède, Metschnikoff, A. Agassiz, Salensky, Kowalevski, Kleinenberg, Vejdovský, Wilson, Hatschek, Götte u. a.

Myzostomida.

L. v. Graff. *Das Genus Myzostoma. Leipzig* 1877.
J. Beard. *On the life history and development of the genus Myzostoma. Mitth. zool. Station Neapel.* 5. *Bd.* 1884.
Fridtjof Nansen. *Bidrag til Myzostomernes Anatomi og Histologi. Mit englischem Resumé. Bergen* 1885. *Mit Litteraturverzeichniss.*

Sipunculacea.

W. Keferstein. *Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntniss der Sipunculiden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd* 15. 1865.
E. Selenka (*mit* **de Man** *und* **C. Bülow**). *Die Sipunculiden. Wiesbaden* 1883.
J. Andreae. *Beiträge zur Anatomie und Histologie des Sipunculus nudus. Zeitschr. f. w. Zool.* 36. *Bd.* 1881.
W. Apel. *Beitrag zur Anatomie und Histologie des Priapulus caudatus (Lam.) und des Halicryptus spinulosus (v. Sieb.). Zeitschr. f. w. Zool.* 42. *Bd.* 1885.
Abhandlungen von Grube, Krohn, Ehlers, A. Brandt, H. Théel, Spengel, Selenka, Hatschek (Ontogenie von Sipunculus), Horst, Sluiter, Scharff, Schauinsland.

Phoronis.

A. Kowalevski. *Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Phoronis.* 1867.
W. H. Caldwell. *Note on the structure, development and affinities of Phoronis. Proceedings. Roy. Soc.* 1882.
Ferner: Metschnikoff und Schneider.

Bryozoa.

G. J. Allmann. *A Monograph of the freshwater Polyzoa. Ray Society.* 1856.
H. Nitsche. *Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd.* 20. 1869. *Bd.* 21. 1871. *Bd* 25. *Suppl.* 1875.
Ed. Claparède. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Seebryozoen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd.* 21. 1871.
L. Joliet. *Contributions à l'histoire des Bryozoaires des côtes de la France. Arch. Zool. expérim. Tome V.* 1877. *T. VI.* 1878. *T. VIII.* 1880.
Th. Hinks. *A History of the British marine Polyzoa. London* 1880.

Abhandlungen von Dumortier, P. J. van Beneden, Repiachoff, Smitt, O. Schmidt, C. Vogt, Salensky, Vigelius, Waters, Haddon, Allman, Sars.
Ontogenie: Schneider, Barrois, Hatschek, Haddon.

Brachiopoda.

R. Owen. *On the anatomy of the Brachiopoda. Transact. Zool. Soc. London* 1835.
C. Vogt. *Anatomie der Lingula anatina. Neue Denkschr. d schweiz Gesellsch. f. Naturwissensch. Bd. VII.* 1845.
T. H. Huxley. *Contributions to the anatomy of the Brachiopoda. Annal. and Magaz. of Nat. Hist.* 2. *serie. Bd. XIV.* 1854
A. Hancock. *On the organisation of the Brachiopoda. Philos. Transact* 1858.
J. F. van Bemmelen. *Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardinia. Neue Zeitschr. f. Naturw. Bd* 16. 1883.
L. Joubin. *Recherches sur l'anatomie des Brachiopodes inarticulés. Arch. de Zoologie expérimentale.* 2. *série. Bd.* 4. 1886.
H. de Lacaze Duthiers. *Histoire de la Thécidie. Ann. Sc. naturelles.* 4. *série. Bd. XV.* 1861.
Ferner Abhandlungen und Werke von Cuvier, Davidson, Carpenter, Gratiolet Morse, Shipley, Schulgin, Beyer.
Ontogenie: Lacaze Duthiers, Kowalevski, Morse, Brooks, Shipley.

Rotatoria.

Ehrenberg. *Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig* 1838.
Fr. Leydig. *Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere. Zeitschr. f. w. Zoologie. Bd. VI.* 1854.
Karl Eckstein. *Die Rotatorien der Umgegend von Giessen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd.* 39. 1883.
Ludwig Plate. *Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd.* 19. *N. F.* 12. 1885.
Vergl. auch die Abhandlungen und Werke von Dujardin, Weisse, Dalrymple, Leydig, Gosse, Cohn, Claparède, Metschnikoff, Semper, Möbius, Plate, Zelinka, Salensky, Hudson, Joliet *u. s. w.*

Dinophilus.

Eug. Korschelt. *Ueber Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris, in: Zeitschr. f. w. Zool.* 37. *Bd.* 1882.
Ferner: O. Schmidt, Mereschkovsky, Weldon, E. Meyer.

Echinoderes und Gastrotricha.

E. Metschnikoff. *Ueber einige wenig bekannte niedere Thierformen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd.* 15. 1865.
H. Ludwig. *Die Ordnung Gastrotricha. Zeitschr. f. w. Zool. Bd.* 26. 1875.
W. Reinhard. *Kinorhyncha (Echinoderes), ihr anatomischer Bau und ihre Stellung im System. Zeitschr. f. w. Zool.* 45. *Bd.* 1887.
Vergl. ferner: Dujardin, Greef, Schulze, Bütschli.

Chaetognatha.

O. Hertwig. *Die Chaetognathen. Eine Monographie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd.* 14. 1880.
G. B. Grassi. *I Chetognati, in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel.* 5. *Monographie.* 1883.
Ferner die Arbeiten von Krohn, Wilms, Kowalevski *u. s. w.*

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 510

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 510

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

ZUM GEBRAUCHE BEI VERGLEICHEND ANATOMISCHEN
UND ZOOLOGISCHEN VORLESUNGEN

VON

DR. ARNOLD LANG,

Inhaber der Ritter-Professur für Phylogenie an der Universität Jena.

NEUNTE GÄNZLICH UMGEARBEITETE AUFLAGE

VON

EDUARD OSCAR SCHMIDT'S

HANDBUCH DER VERGLEICHENDEN ANATOMIE.

ZWEITE ABTHEILUNG.

MIT 193 ABBILDUNGEN.

(ARTHROPODA.)

JENA,

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1889.





V. KAPITEL.

Der Arthropoden erster Theil. Von der Organisation und Entwickelung der Krebsthiere.

V. Kreis oder Stamm des Thierreichs.

Arthropoda. Gliederfüssler.

Bilateral symmetrische Thiere mit chitinigem Hautskelet, gegliedertem Körperstamm und gegliederten paarigen Extremitäten an allen oder an einer Anzahl von Segmenten. Mit Gehirn, Schlundcommissur und gegliedertem Bauchmark. Mit über dem Darm liegendem Herzen. Getrennt geschlechtlich; mit einem Paar Geschlechtsdrüsen und ursprünglich paarigen Ausführungsgängen derselben.

I. Unterkreis oder Subphylum. Branchiata. Kiemenathmer.

Wasserthiere. Mit Ausnahme der vordern Antennen sind alle Gliedmaassen der Anlage nach gabelästige Spaltfüsse. Hautathmung oder Athmung durch Kiemen, welche fast immer Anhänge der Basalglieder von Gliedmaassen sind.

Einzige Klasse. **Crustacea. Krebse.**

Erster Anhang zum Unterkreis der Branchiaten: Die Trilobiten, Gigantostraken, Hemiaspiden und Xiphosuren.

Zweiter Anhang zum Unterkreis der Branchiaten: Die Pantopoden oder Pycnogoniden.

II. Unterkreis oder Subphylum. Tracheata. Luftathmer.

Landbewohner. Gliedmaassen nicht gabelästig, aus einer Reihe von Gliedern bestehend. Athmung durch Tracheen (Röhrentracheen oder Fächertracheen).

I. Klasse. **Protracheata.**
II. Klasse. **Antennata (Myriopoda et Hexapoda).**
III. Klasse. **Chelicerota sive Arachnoidea.**

Anhang zum Stamme der Arthropoden: Die Tardigraden oder Bärthierchen.

Die Crustaceen.

Systematischer Ueberblick.

I. Unterklasse. Entomostraca.

Der Rumpf besteht aus einer wechselnden Zahl von Segmenten. Häufig lässt sich an ihm ein vorderer gliedmaassentragender Abschnitt von einem gliedmaassenlosen hinteren unterscheiden. Doch bestehen beide aus einer wechselnden Zahl von Segmenten. Die Genitalöffnungen liegen gewöhnlich an der Grenze der beiden Rumpfabschnitte. Ein Rückenschild ist häufig vorhanden und in verschiedener Weise entwickelt. Gliedmaassen sehr verschieden gestaltet. Neben häufig vorkommenden paarigen Seitenaugen erhält sich das unpaare Stirnauge beim erwachsenen Thier. Kaumagen fehlt. Entwicklung mit Metamorphose. Aus dem Ei schlüpft die Naupliuslarve. Meist kleinere Krebse.

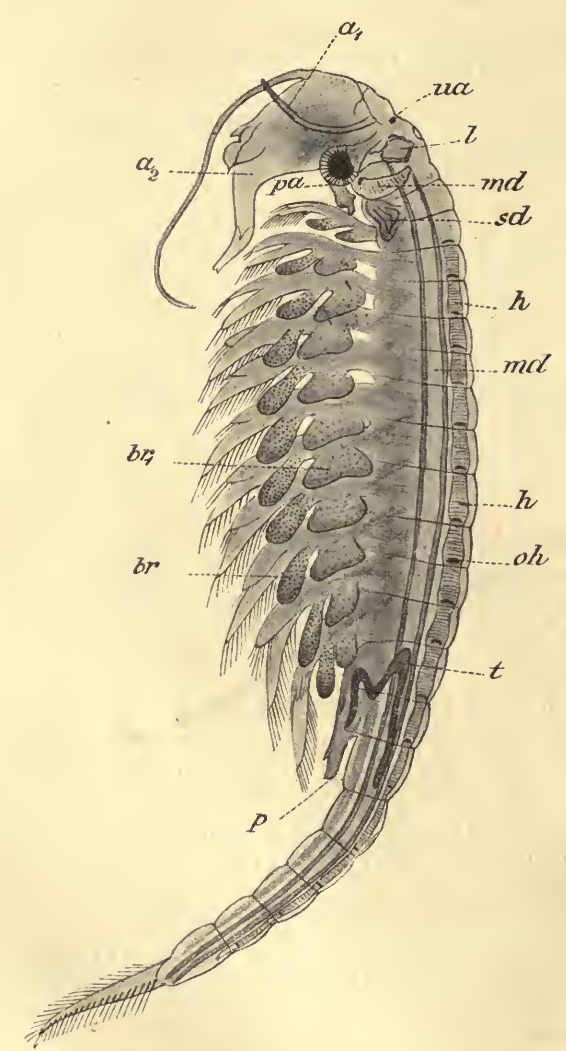


Fig. 192. **Branchipus stagnalis,** Männchen. a_1 vordere Antenne, a_2 hintere Antenne, Greifantenne mit Nebenanhang, *ua* unpaares Auge, *l* Leber, *md* (oben) Mandibel, *sd* Schalendrüse, *h* Herz oder Rückengefäss, *oh* Spaltöffnungen des Herzens, *md* (unten) Darm, *p* Penis, *br* Kiemensäckchen, br_1 Kiemenblättchen, *pa* paariges Stielauge (nach Claus).

I. Ordnung. Phyllopoda.

Mit Kiemensäckchen tragenden Schwimmfüssen, tasterlosen Mandibeln und verkümmerten Maxillen.

1. Unterordnung. Branchiopoda.

Körper deutlich segmentirt, mit zahlreichen Segmenten des Rumpfes und zahlreichen Schwimmfusspaaren. Rückenschild entweder flach schildförmig oder in Form einer zweiklappigen Schale, selten fehlend. Herz ein langgestrecktes Rückengefäss mit zahl-

reichen Ostienpaaren. In süssen Gewässern. Branchipus (Fig. 192) (ohne Schale), Apus, mit flachem Rückenschild, Estheria, Limnadia, mit zweiklappiger Schale.

2. Unterordnung. Cladocera (Daphnidae). Wasserflöhe.

Körper klein, undeutlich segmentirt, mit wenigen Segmenten und 4—6 Schwimmfusspaaren. Die hintern Antennen sind grosse Ruderfüsse.

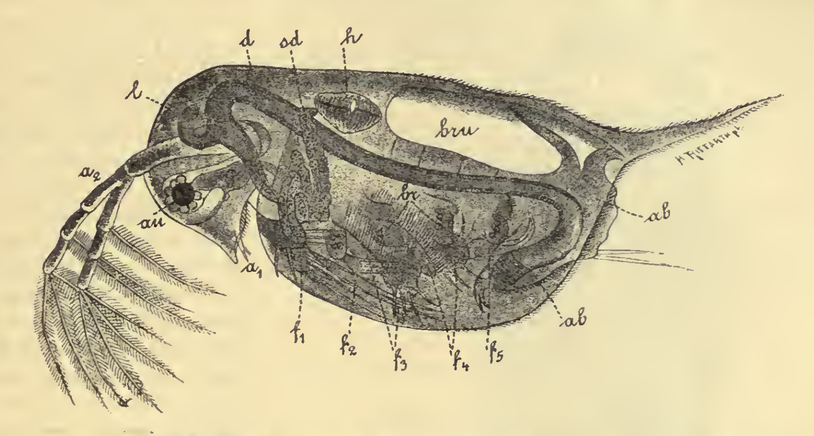


Fig. 193. **Daphnia similis**, junges Weibchen (nach CLAUS). a_1 Antennula, a_2 zweite (Ruder-) Antenne, *l* Leberblindsack, *au* Auge, *d* Darm, *sd* Schalendrüse, *h* Herz, *bru* Brutraum, *ab* Abdomen, *br* Kiemensäckchen, f_1—f_5 Rumpffüsse, *g* Gehirn.

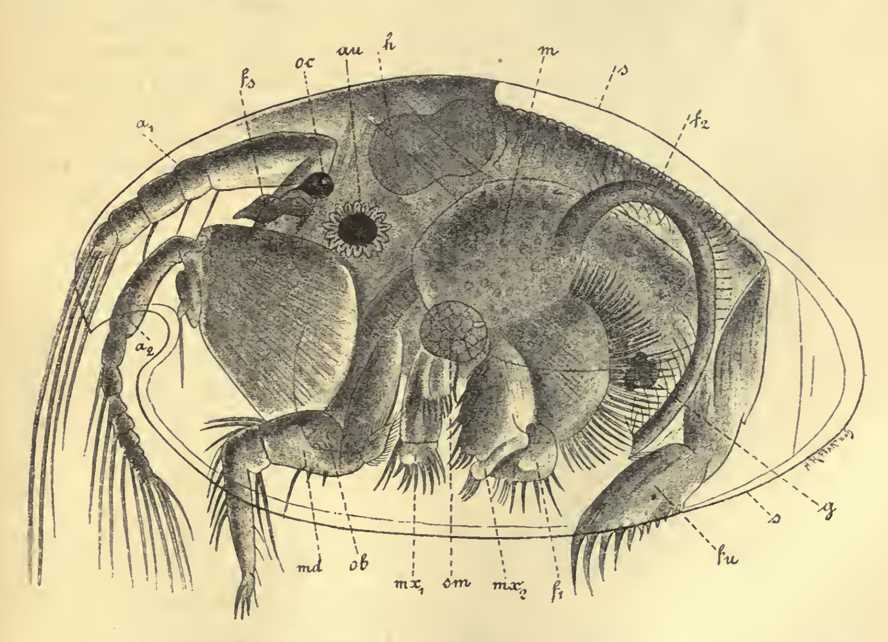


Fig. 194. **Cypridina mediterranea**, Weibchen, von der Seite (nach CLAUS). a_1 vordere, a_2 hintere Antenne, *fs* Frontalorgan, *oc* unpaares Auge, *au* paariges Auge, *h* Herz, *m* Magen, *s* Schale, f_2 Putzfuss, *g* Geschlechtsgliedmaasse (?), f_1 erster Fuss, mx_2 zweite Maxille, *sm* Schalenmuskel, mx_1 erste Maxille, *ob* Oberlippe, *md* Mandibel.

Kiemensäckchen können fehlen. Mit zweiklappiger Schale. Kopf frei vorstehend. Weibchen mit dorsalem Brutraum zwischen Schale und Rumpf. Herz sackförmig mit einem Ostienpaar. Meist im süssen Wasser. Daphnia (Fig. 193), Sida, Moina, Lynceus, Polyphemus, Leptodora, Evadne (im Meere).

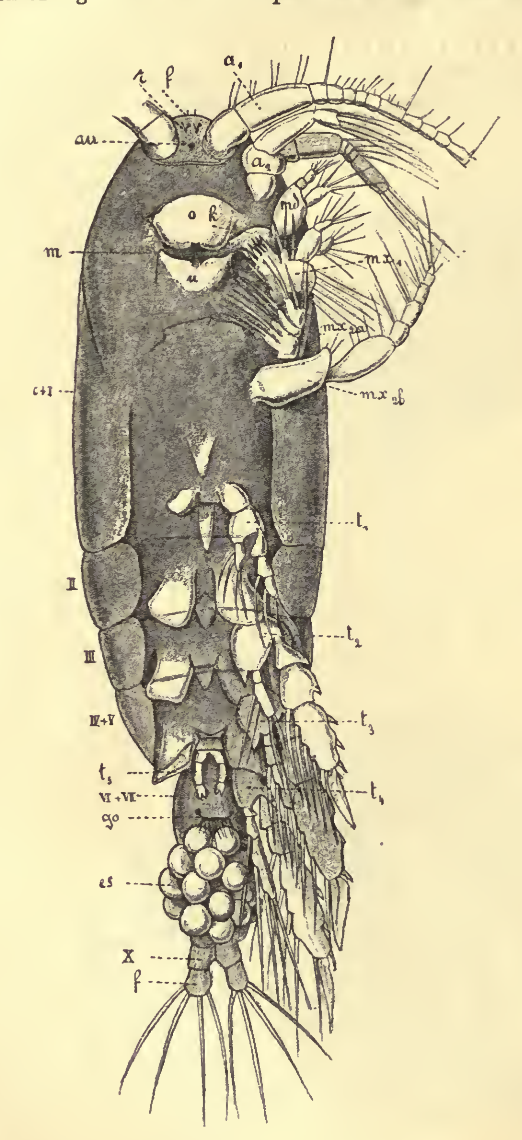


Fig. 195. **Clausocalanus mastigophorus** (CLAUS), Weibchen, von der Bauchseite (nach einer Originalzeichnung von W. GIESBRECHT). Nur die Extremitäten der linken Körperseite sind ausgezeichnet. a_1 vordere, a_2 hintere Antenne, *md* Mandibel mit Kaulade *k*, mx_1 vordere Maxillen, mx_2a, mx_2b vordere und hintere Maxillipedes = Exo- und Endopodit der 2. Maxille, t_1—t_5 Ruderfüsse (Spaltfüsse), t_5 rudimentär, *f* Frontalorgan, *r* rostrum, *au* Auge, *o* Oberlippe, *m* Mund, *u* Unterlippe, *c+I* Kopf und 1. Rumpfsegment, *II—X* 2.—10. Rumpfsegment, *I—V* gliedmaassentragende Segmente (Thoracalsegmente), *VI—X* gliedmaassenlose Segmente (Abdominalsegmente), *VI+VII* Genitaldoppelsegment, *go* Geschlechtsöffnung, *es* Eiersäckchen (unpaar), *f* Furca.

II. Ordnung.
Ostracoda.
Muschelkrebse.

Körper klein, aus wenigen Segmenten bestehend, undeutlich segmentirt, mit zweiklappiger Schale. Ausser den wohl entwickelten 5 vordern zum Kopfe zu zählenden Gliedmaassenpaaren, d. h. den Antennen, Mandibeln und Maxillen, die alle oder theilweise auch als Kriech- oder Schwimmfüsse entwickelt sein können, finden sich nur 2 Beinpaare des Rumpfes. Herz kann vorkommen oder fehlen. Süsswasserformen: Cypris. Marine Formen: Cythere, Halocypris, Cypridina (Fig. 194).

III. Ordnung.
Copepoden. Spalt- oder Ruderfüssler.

1. Unterordnung.
Eucopepoda.

Körper klein, meist deutlich gegliedert, ohne Schalenduplicatur. Der Rumpf besteht aus 10 Segmenten, von denen

die 5 vordern 5 Paar zweiästige Ruderfüsse tragen, die hintern extremitätenlos sind. Das vorderste Rumpfsegment mit dem Kopfe verschmolzen. Antennen, Mandibeln und Maxillen (die hintern Maxillen sind in ihre Spaltäste aufgelöst) wenigstens bei den freilebenden Formen wohl entwickelt; die Mundtheile bei den parasitischen Formen saugend oder stechend. Herz fehlt bald, bald ist es vorhanden und dann sackförmig. Die Weibchen tragen die befruchteten Eier in einem paarigen oder unpaaren Eiersäckchen herum. Kiemen fehlen. Freilebende Copepoden oder Commensalen: Cyclops, Canthocamptus im süssen Wasser. Cetochilus, Clausocalanus (Eig. 195) im Meere. Notodelphys, Commensale in der Kiemenhöhle von Ascidien. Parasitische Copepoden: Corycaeus, Sapphirina (zum Theil nur gelegentliche oder temporäre Parasiten), Chondracanthus, Caligus, Lernaea, Lernaeocera, Penella, Lernanthropus, Lernaeascus, Achtheres, Anchorella.

2. Unterordnung. Branchiura (Argulidae). Karpfenläuse.

Körper besteht aus dem schildförmig abgeplatteten Kopfbruststück und dem kleinen, platten, der Länge nach gespaltenen Abdomen (Schwanzflosse). Vor der Saugröhre des Mundes ein langer, vorstülpbarer Stachel. Vier Paar lange cirrusähnliche, zweiästige Schwimmfüsse. Zwei grosse zusammengesetzte Seitenaugen. Hoden in der Schwanzflosse. Herz vorhanden. Weibchen ohne Eiersäckchen, kleben die Eier an fremde Gegenstände an. Argulus (Fig. 196) auf Karpfen.

IV. Ordnung. Cirripedien. Rankenfüssler.

Charakteristik der festsitzenden Formen: Körper undeutlich gegliedert, mit dem Kopfende festsitzend, von einem meist verkalkenden und dann eine Schale oder ein Gehäuse bildenden Mantel umgeben. Vordere Antennen (Haftantennen) winzig klein, hintere verkümmert. Mundglied-

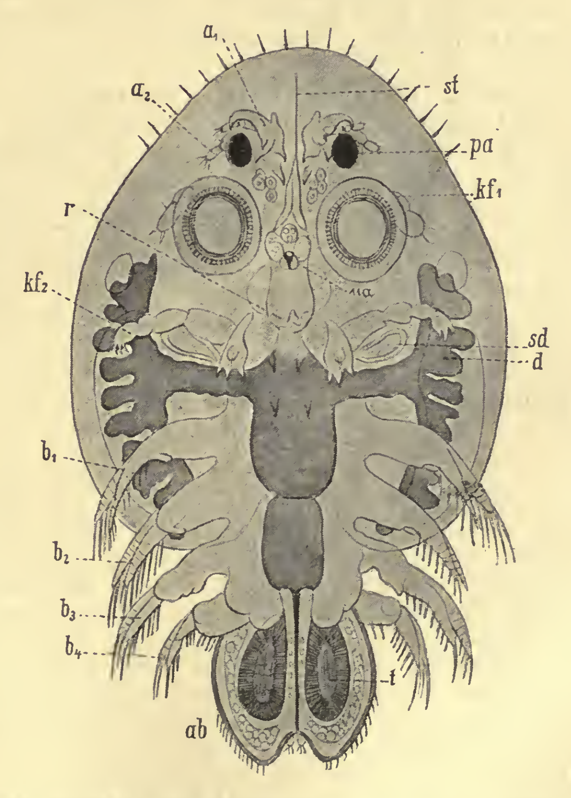


Fig. 196. **Argulus foliaceus**, junges Männchen (nach Claus). a_1 vordere, a_2 hintere Antenne, *pa* paariges Auge, *ua* unpaares Auge, *r* Rostrum, in seinem Grunde die Mandibeln und Maxillen einschliessend, kf_1 vorderer Maxillarfuss mit der Haftscheibe, kf_2 hinterer Maxillarfuss, *sd* Schalendrüse, *d* Darm mit seinen seitlichen verästelten Divertikeln, b_1, b_2, b_3, b_4 Brustfüsse, *ab* Abdomen, *t* Hoden.

maassen klein, zum Theil verkümmert. 6 (seltener 4) Paar lange zweiästige Rankenfüsse. Ohne Herz. Zwitter, bisweilen mit Zwergmännchen, seltener getrennt geschlechtlich und dimorph. Leben im Meere.

1. Familie. Lepadidae (Pedunculata). Entenmuscheln.

Kopfende in einen festsitzenden Stiel ausgezogen. Lepas (Fig. 205 und 206, pag. 308) Conchoderma, Scalpellum, Pollicipes, Ibla.

2. Familie. Balanidae. Meereicheln.

Stiel fehlt. Körper von einem Schalenkranz umgeben. Balanus (Fig. 207 und 208, pag. 309), Tubicinella, Coronula.

3. Familie. Alcippidae (Abdominalia).

Körper von einem flaschenförmigen, häutigen Mantel umgeben mit 3 oder 4 Paar von Füssen, welche den letzten 4 Paaren der übrigen Cirripedien entsprechen. Leben in den Kalkschalen anderer Cirripedien und von Mollusken. Alcippe, Cryptophialus.

4. Familie. Proteolepadidae (Apoda).

Körper madenförmig, ohne Rankenfüsse. Vordere (Haft-) Antennen bandförmig. Mund saugend. Darmkanal rudimentär. Parasiten im Mantel anderer Cirripedien. Proteolepas.

5. Familie. Rhizocephala (Kentrogonida), vielleicht als besondere Unterordnung oder Ordnung von den übrigen Cirripedien zu trennen.

Körper schlauchförmig, entspricht nur dem Kopftheile der verwandten Krebse. Integument in 2 Lamellen gespalten, zwischen ihnen eine Bruthöhle, die sich durch eine Oeffnung in der äussern Lamelle nach aussen öffnet. Darmkanal fehlt. Gliedmaassen fehlen. Hermaphroditen mit Zwergmännchen. Parasiten am Abdomen von Decapoden. Am sackförmigen Körper findet sich ein Haftstiel, von dem verzweigte „Wurzeln" entspringen, die überall zwischen die Eingeweide des Wirthes eindringen und aus demselben die Nahrung zum Körper des Parasiten führen. Die Larvenstadien (Nauplius und cyprisähnliche Larve) sind denen der übrigen Cirripedien ähnlich. Sacculina (Fig. 209), Peltogaster.

II. Unterklasse. **Malacostraca.**

Der Körperstamm besteht aus 3 Regionen mit constanter Segmentzahl, dem ursprünglich aus 5 Segmenten gebildeten Kopf, der Brust (Thorax), welche aus 8 Segmenten besteht, von denen das vorderste, oder die vordersten oder alle mit dem Kopf zu einem unvollständigen oder vollständigen Cephalothorax verschmelzen können, und dem Hinterleib (Abdomen), welcher (das Telson als ein Segment mitgerechnet) aus 7 Segmenten (nur bei Nebalia, das Endsegment mitgerechnet, aus 8 Segmenten) besteht. Sämmtliche Segmente des Stammes mit Ausnahme des letzten (und bei Nebalia auch des vorletzten) tragen Gliedmaassen. Die vordersten Thoracalfüsse rücken häufig als Kieferfüsse in die Nähe des Mundes und in den Dienst der Nahrungsaufnahme. Das 6. Pleopodenpaar ist fast immer von den übrigen abweichend gestaltet und bildet häufig mit dem Telson eine Schwanzflosse. Eine von der hintern Kopfgegend entspringende Schalenduplicatur ist sehr verbreitet. Ueberall findet sich ein Paar zusammengesetzter Seitenaugen, und überall ist ein Kaumagen vorhanden. Die weiblichen Geschlechtsöffnungen liegen

am drittletzten, die männlichen am letzten Thoracalsegment. Entwickelung bald mit, bald ohne Metamorphose. Selten ist die aus dem Ei schlüpfende Larve ein Nauplius. Bei manchen Thoracostraken durchlaufen die Larven das Zoëastadium.

I. Legion. Leptostraca.

Eine äusserst wichtige Krebsgruppe, die unter allen lebenden Krebsen der Stammform der Malacostraken am nächsten steht und häufig als besondere Unterklasse zwischen die Entomostraca und Malacostraca gestellt wird. Körper schlank, bis auf die 4 letzten Abdominalsegmente von einer zweiklappigen Schale bedeckt. Ausserdem noch eine bewegliche Kopfplatte. Kopf von der Brust deutlich gesondert mit den 5 typischen Gliedmaassenpaaren. Alle 8 Segmente der kurzen Brust deutlich abgegrenzt, mit 8 Paaren gleichgestalteter, zweiästiger, lamellöser Thoracalfüsse. Am Basalglied der Protopoditen derselben eine grosse als Kieme fungirende Epipodiallamelle. Die 4 vorderen Pleopodpaare sind kräftige, zweiästige Ruderfüsse, die 2 hinteren Paare sind kurz, einästig. Das letzte Segment des Abdomens trägt 2 Furcalfortsätze. Am Kopfe 2 gestielte zusammengesetzte Seitenaugen. Herz langgestreckt, mit 7 Ostienpaaren, erstreckt sich durch die Brust und das Abdomen bis in das vierte Abdominalsegment. Kaumagen vorhanden.

Einzige Ordnung und Familie. Nebalidae. Nebalia (Fig. 197). Paranebalia. Nebaliopsis. Marine Formen.

Verwandt mit den Leptostraken sind wahrscheinlich die fossilen, paläozoischen Ceratiocaridae (Archaeostraken): Hymenocaris, Ceratiocaris u. s. w.

II. Legion. Arthrostraca. Ringelkrebse (Edriophthalmata).

Mit Ausnahme der Abtheilung der Anisopoden fehlt eine Schalenduplicatur. Das 1. Brustsegment (seltener auch das 2.) mit

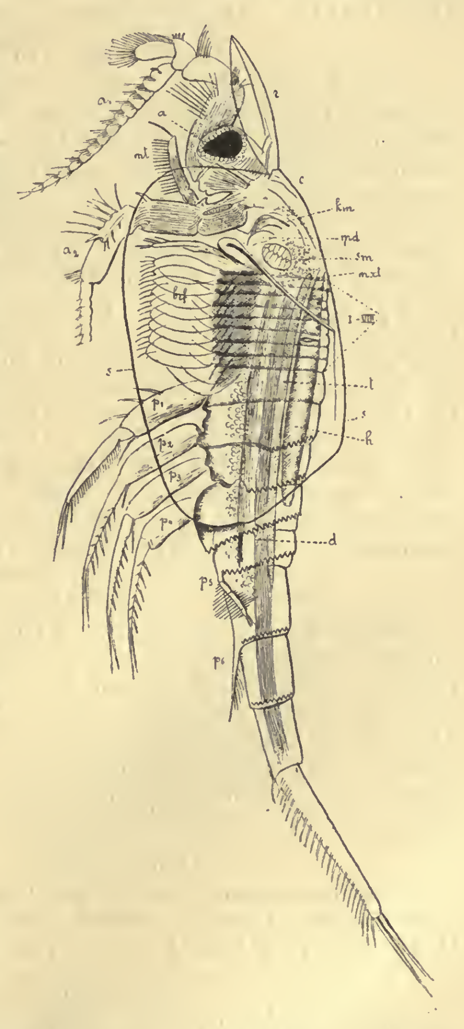


Fig. 197. **Nebalia Geoffroyi**, Männchen (nach CLAUS). *r* Rostralplatte, *c* Kopfregion, *km* Kaumagen, *md* Mandibel, *sm* Schalenmuskel, *mxt* Taster der vordern Maxille (Putzfuss), *I—VIII* Thoracalsegmente, *t* Hoden, *s* Schale, *h* Herz, *d* Darm, a_1 vordere, a_2 hintere Antenne, *mt* Mandibulartaster, *brf* Brustfüsse, p_1—p_6 Pleopoden, *a* Auge.

dem Kopfe verschmolzen und dem entsprechend das vorderste Thoracalfusspaar zu Kieferfüssen umgewandelt. Die 2 Seitenaugen sitzend.

I. Ordnung. Anisopoda. Scheerenasseln.

Erstes und zweites Brustsegment mit dem Kopfe verschmolzen. Kopfbrust mit seitlicher Schalenduplicatur, welche jederseits eine Athemhöhle bedeckt. Die beiden Maxillenpaare mit Tastern. Die Taster des vorderen Paares ragen als Putzfüsse in die Athemhöhle vor. Am Maxillarfuss ein als Kieme fungirender Epipodialanhang. Das Beinpaar des ebenfalls mit dem Kopfe verschmolzenen 2. Brustsegmentes als kräftige Scheerenfüsse entwickelt. Abdomen mit zweiästigen Schwimmfüssen. Herz im Thorax, gewöhnlich mit 2 Ostienpaaren (das Apseudesherz hat nur 3 Ostien.) Apseudes, Tanais, Leptochelia.

II. Ordnung. Isopoda, Asseln.

Körper breit, oft dorsoventral abgeplattet. Nur das vorderste Brustsegment mit dem Kopfe verschmolzen, die übrigen 7 frei. Keine frei abstehende Schalenduplicatur. Die beiden Maxillenpaare ohne Taster. Abdomen gewöhnlich kurz, oft reducirt, meist sechsgliedrig mit 2 ästigen lamellösen Pleopoden, deren Aeste, vorwiegend die Endopoditen, als Kiemen fungiren. Herz im Abdomen, erstreckt sich meist noch in die hintere Brustregion, mit 1—2 Ostienpaaren. Cymothoidae, hermaphroditisch, theils freilebend, theils an Fischen schmarotzend. Cymothoa, Anilocra, Cirolana, Nerocila, Aega, fast ausschliesslich marine Formen. — Sphaeromidae freilebend, meist marin. Sphaeroma. — Pranizidae, frei im Meere, die 3 vordersten Brustsegmente mit dem Kopfe verschmolzen. — Anceidae, Weibchen schmarotzend, Männchen freilebend, Anceus. — Idotheiden freilebend, vorwiegend marin. Idothea. — Asellidae. Asellus, Süsswasserassel. — Oniscidae, Landasseln. Oniscus, Porcellio. Die Abtheilungen der Bopyridae und Cryptonisciden enthalten Schmarotzer, welche vorwiegend hermaphroditisch, mit Zwergmännchen, sind. Körper der Weibchen deformirt. Bopyrus (getrennt geschlechtlich), Gyge, Entoniscus, Cryptoniscus u. s. w.

III. Ordnung. Amphipoda. Flohkrebse.

Körper seitlich comprimirt. Bei den typischen Amphipoden ist nur das vorderste Brustsegment, bei den Caprelliden und Cyamiden sind die beiden vorderen Brustsegmente mit dem Kopfe verschmolzen. Die Kiemen finden sich als schlauchförmige Epipodialanhänge an den Brustfüssen. Wo das Abdomen wohl entwickelt ist, trägt es 6 Paar Spaltfüsse, von denen die 3 vorderen, gewöhnlich stärker entwickelten, als Schwimmbeine, die hinteren, nach hinten gerichteten, häufig griffelförmigen, als Sprungfüsse dienen. Herz im Thorax, gewöhnlich mit 3, selten mit 1 oder 2 Ostienpaaren.

1. Unterordnung. Crevettina.

Kopf und Augen klein. Kieferfüsse bilden eine grosse Unterlippe mit 2 beinartigen Tastern. Marine Formen: Corophium, Talitrus, Orchestia (Fig. 198), Lysianassa. Im süssen Wasser: Gammarus.

2. Unterordnung. Hyperina.

Kopf und Augen gross, letztere oft in Scheitel- und Wangenaugen getheilt. Kieferfüsse bilden eine kleine Unterlippe ohne Taster. Marine Formen: Hyperia (Augen nicht getheilt), Phronima, Platyscelus, Oxycephalus.

3. Unterordnung. Lämodipoda.

Abdomen stummelförmig. Die 2 vorderen Brustsegmente mit dem Kopfe verschmolzen. Kiemen am 2. und 3. freien Brustsegment, Beine an diesen Segmenten oft verkümmert. Marine Formen. Caprelliden. Körperstamm sehr dünn und schlank. Caprella (Fig. 199), Proto, Protella. — Cyamiden. Körper breit und flach. Parasiten auf der Haut von Walfischen. Cyamus.

III. Legion. Thoracostraca (Podophtalmata). Schalenkrebse.

Mit einer Schalenduplicatur, welche einen grösseren oder geringeren Theil der Brust bedeckt und mit dem dorsalen Integumente aller oder einiger vorderer Brustsegmente verschmilzt, seitlich aber immer frei abstehend als Kiemendeckel die Athemhöhle bedeckt. Eine verschiedene Anzahl vorderer, oder alle Thoracalsegmente wenigstens dorsalwärts mit dem Kopfe zu einem unvollständigen oder vollständigen Cephalothorax verschmolzen. Die 2 Seitenaugen mit Ausnahme derjenigen der Cumaceen gestielt.

I. Ordnung. Cumacea.

Schale (Kopfbrustschild) klein, lässt die 5 hinteren, freien Brustsegmente unbedeckt. Augen sitzend, einander genähert oder zu einem verschmolzen,

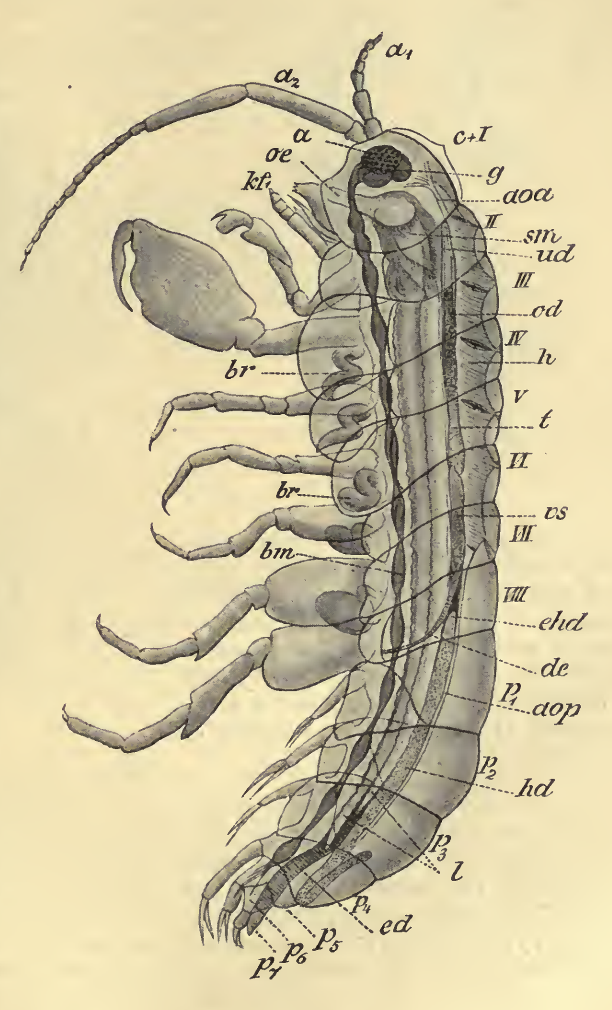


Fig. 198. **Organisation von Orchestia cavimana,** Männchen (nach Nebeski). *c+I* Kopf + 1. Brustsegment, *II—VIII* freie Brustsegmente mit ihren Extremitäten, p_1—p_7 Abdominalsegmente, a_1 vordere, a_2 hintere Antenne, *a* Auge, *oe* Oesophagus, kf_1 Kieferfuss, *br* Kiemen, *bm* Bauchmark, *g* Gehirn, *aoa* vordere Aorta, *sm* Schlundmagen, *ud* unpaarer Darmblindsack, *od* ovigener Theil der Keimdrüse, *h* Herz, *t* Hode, *vs* Vesica seminalis, *de* Ductus ejaculatorius, *ehd* Einmündung der Harndrüse *hd* in den Darm, *aop* hintere Aorta, *l* Enden der Leberschläuche, *ed* hinteres Ende des Darms.

schwach entwickelt, bisweilen fehlend. Zwei Kieferfusspaare. Das erste mit sehr grossem Epipoditen, welcher eine Kieme trägt. Von den 6 folgenden Brustfusspaaren tragen die beiden ersten immer, oft auch die 3

Fig 199.

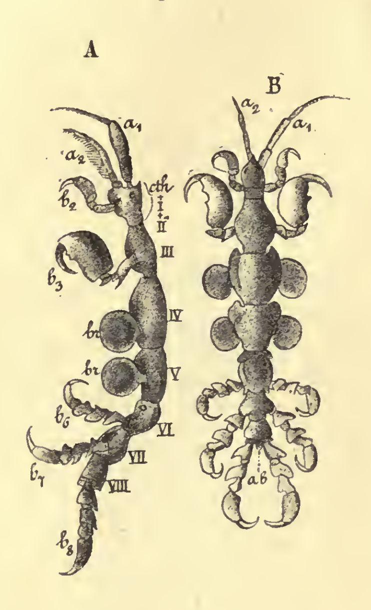


Fig. 200.

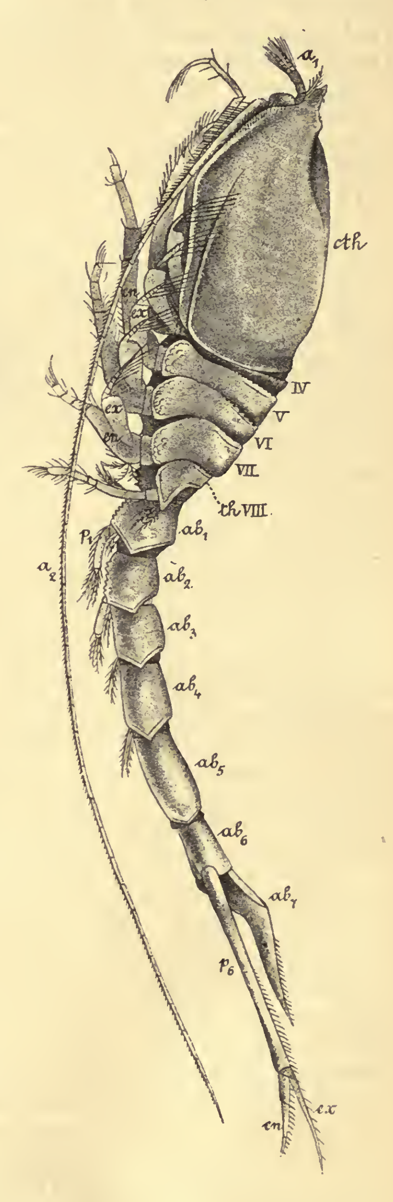


Fig. 199. **Caprella acutifrons** (nach P. Mayer). *A* Männchen von der Seite; *B* vom Rücken. a_1 vordere, a_2 hintere Antennen, b_2, b_3, b_6, b_7, b_8 2. bis 8. Brustfuss, der 2. an die Kehle gerückt, *br* Kiemen an Stelle des 4. und 5. Brustfusses, $cth+I+II$ Cephalothorax = Kopf + 1. und 2. Brustsegment, *III—VIII* freie Brustsegmente, *ab* stummelförmiges Abdomen.

Fig. 200. **Diastylis stygia**, Männchen (nach G. O. Sars). a_1 vordere, a_2 hintere Antenne, *cth* Cephalothoracalschild, *IV—VIII* freie Brustsegmente, ab_1—ab_7 Abdominalsegmente, p_1 1. Pleopod, p_6 6. Pleopod, *en* Endo-, *ex* Exopodit.

folgenden, nie aber das letzte neben dem Endopoditen auch einen Exopoditen. Abdomen lang und schlank. Beim Weibchen fehlen die Pleopoden mit Ausnahme derjenigen des letzten Paares. Marine Formen. Diastylis (Fig. 200).

II. Ordnung. Stomatopoda. Maulfüssler.

Kopfbrustschild ziemlich klein, die drei wohl abgegrenzten hinteren Brustsegmente nicht bedeckend. Körper gestreckt, dorsoventral abgeplattet. Abdomen gross und kräftig. Die 5 vorderen Brustfusspaare (Mundfüsse) in die Nähe des Mundes gerückt, sind Greif- oder Raubfüsse, mit Epipodiallamellen, aber ohne Exopoditen. Die drei hinteren Brustfusspaare sind spaltästige Beine ohne Epipodialanhänge. Die fünf vorderen Pleopodpaare sind kräftige lamellöse Schwimmfüsse, deren Exopoditen Kiemenbüschel tragen. Das 6. Pleopodpaar bildet mit dem Telson eine mächtige Schwanzflosse. Des Herz verlängert sich in ein das Abdomen durchziehendes, mit mehreren Ostienpaaren versehenes Rückengefäss. Ovarien und Hoden im Abdomen. Meeresbewohner. Squilla (Fig. 201).

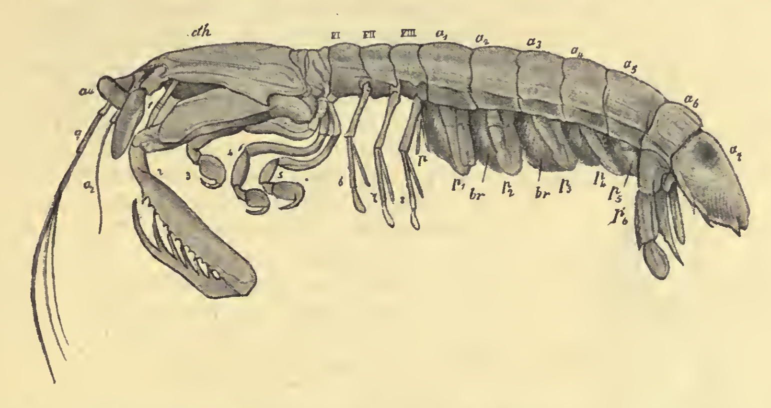


Fig. 201. **Squilla,** von der Seite. *cth* Cephalothoracalschild, *VI, VII, VIII* die drei hinteren freien Brustsegmente, a_1—a_7 die Segmente des Abdomens, a_7 das Telson, *au* Auge, a_1 vordere, a_2 hintere Antenne, 1—8 die 8 Brustfüsse, und zwar 1 der erste Kieferfuss, 2 der 2. Kieferfuss oder der grosse Raubfuss, 3, 4, 5 die hintern Raubfüsse, 1—5 werden als Mundfüsse bezeichnet, 6, 7, 8 die 3 gabelästigen Ruderfüsse der 3 hinteren Rumpfsegmente, *p* Penis, p_1—p_6 die Pleopoden (Schwimmfüsse), p_6 mit dem Telson die kräftige Schwanzflosse bildend, *br* die Kiemenbüschel am Exopoditen der Pleopoden.

III. Ordnung. Schizopoda. Spaltfüsser.

Kopfbrustschild wohl entwickelt, zarthäutig, bedeckt den ganzen Thorax. Doch ist das Rückenintegument der 5 letzten, oder des letzten Thoracalsegmentes nicht mit ihm verwachsen. Die 8 Brustfusspaare sind ziemlich gleichgestaltet und stellen Spaltfüsse (mit Exopodit und Endopodit) dar, doch kann man meist die 2 vorderen Rumpffusspaare als Kieferfüsse bezeichnen, da sie Kauladen besitzen können. Abdomen kräftig, schlank. Pleopoden beim Weibchen sehr klein, beim Männchen kräftig entwickelt. Das letzte Pleopodpaar in beiden Geschlechtern wohl entwickelt, bildet mit dem Telson eine Ruder- oder Schwimmflosse. Meeresbewohner.

1. Familie. Mysideae.

Brustfüsse ohne Kiemen, das erste Paar mit grosser, schwingender Epipodiallamelle. 5 letzte Brustsegmente frei unter dem Rückenschild. Gehörorgane im Endopoditen des 6. Pleopodpaares. Mysis. Siriella (Fig. 202) (beim Männchen Kiemen an den Pleopoden).

2. Familie. Lophogastridae.

Mit Kiemenbüscheln an den Brustfüssen, 5 letzte Brustsegmente wie bei den Mysideen. Lophogaster.

3. Familie. Euphausidae.

Mit Kiemenbüscheln an den Brustfüssen. Nur das letzte Rumpfsegment ist unter dem Rückenschild frei. Euphausia, Thysanopoda.

IV. Ordnung. Decapoda.

Kopfbrustschild gross, meist fest und hart, kalkhaltig, den ganzen Thorax bedeckend und mit dem dorsalen Integumente sämmtlicher Thoracalsegmente verschmolzen. Exopodit der 2. Maxille bildet eine schwingende Platte, welche die Wasserströmung in der Kiemenhöhle regulirt. Die 3 vorderen Thoracalfusspaare als Kieferfüsse, die 5 hinteren theilweise mit Scheeren bewaffneten Brustfusspaare als Gehfüsse ausgebildet (daher „Decapoden"). Im erwachsenen Zustande bestehen diese Gehfüsse nur aus Protopodit und Endopodit, indem der Exopodit fast immer fehlt; Gehörorgane am Basalglied der inneren Antennen. Entwickelung direkt oder mit Metamorphose. In letzterem Falle schlüpft aus dem Ei selten (bei Garneelen) ein Nauplius; gewöhnlich sind die ausschlüpfenden Larven weiter entwickelt und durchlaufen ein Zoëa- und Mysisstadium. Ausserordentlich formenreiche Ordnung.

1. Unterordnung. Macrura.

Mit wohl entwickeltem Abdomen, welches mindestens so lang als der Cephalothorax ist. Meist mit vollzähligen Pleopoden, von denen das letzte Paar mit dem Telson eine kräftige Schwanzflosse bildet. Carididae, Garneelen. Penaeus, Palaemon, Crangon, Pontonia, Alpheus, Sergestes, Leucifer, im Meere. — Astacidae. Astacus fluviatilis. Flusskrebs (Fig. 203 und 204). Homarus (Hummer), Nephrops, Callianassa, Gebia, im Meere. — Palinuridae. Palinurus (Languste), Scyllarus, im Meere.

2. Unterordnung. Anomura.

(Diese Abtheilung ist nicht scharf abzugrenzen.)

Abdomen mässig gross, Schwanzflosse meist reducirt. Das hinterste oder die beiden hinteren Gehfusspaare verkümmert. Dritter

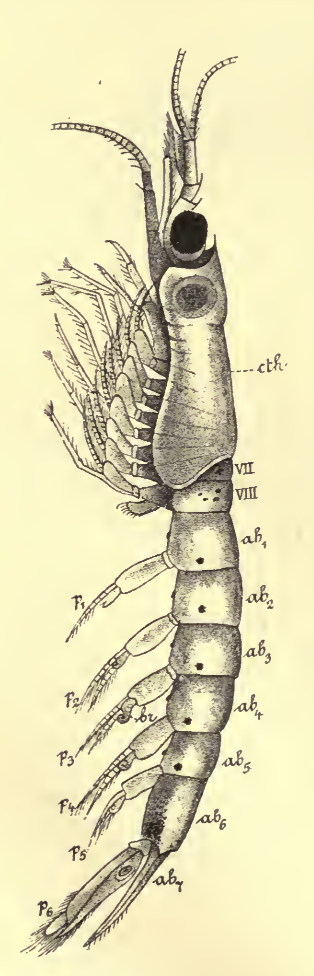


Fig. 202. Siriella Thompsonii, Männchen (nach G. O. Sars). *cth* Cephalothoracalschild, *VII—VIII* 7. und 8. Brustsegment, ab_1—ab_7 Abdominalsegmente, p_1—p_6 Pleopoden, *br* Kiemen.

Kieferfuss beinartig. Paguridae. Einsiedlerkrebse, marin, in leeren Schneckenschalen. Abdomen weichhäutig, assymmetrisch, mit verkümmerten, als Klammerorgane dienenden Pleopoden. Pagurus, Eupagurus, Birgus (in Erdlöchern). — Hippidae, marin, leben im Schlamme. Hinterleib harthäutig, zur Hälfte nach vorn umgeschlagen. — Die Galateiden (Galatea) nähern sich den Macruren, die Porcellanidae (Porcellana) den Brachyuren.

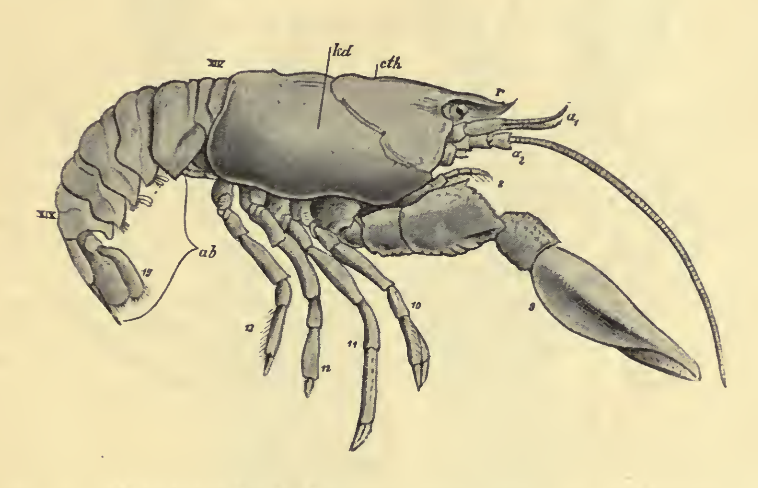


Fig. 203. **Astacus fluviatilis**, Männchen, von der Seite. *cth* Cephalothorax, *ab* Abdomen, *kd* Kiemendeckelpartie des Kopfbrustschildes, *XIV* erstes, *XIX* vorletztes Abdominalsegment, *r* Rostrum, a_1, a_2 1. und 2. Antenne, 8 dritter Kieferfuss, 9 Scheerenfuss, 10, 11, 12, 13 die 4 übrigen Gehfüsse, 19 die Pleopoden des 6. Abdominalsegmentes, welche mit dem Endsegment oder Telson die Schwanzflosse bilden. (Nach Huxley.)

3. Unterordnung. Brachiura. Krabben.

Körper gedrungen. Hinterleib ohne Afterflosse, verkümmert, auf die Bauchseite des Cephalothorax umgeschlagen. Im männlichen Geschlecht erhalten sich meist nur die beiden vorderen Pleopodpaare. Notopoda, im Meere. Dromia, Dorippe, Lithodes. — Oxystomata. Rundkrabben. Calappa, Ilia, im Meere. — Oxyrhyncha, Dreieckskrabben Maja, Pisa, Stenorhynchus, Inachus, Lambrus, im Meere. — Cyclometopa, Bogenkrabben. Telphusa (Süsswasserkrabbe). Cancer (Taschenkrebs), Xantho, Pilumnus, Eriphia, Portunus, Carcinus im Meer. — Catometopa, Viereckkrabben. Pinnoteres (Muschelwächter). Ocypoda, Grapsus im Meere. Gecarcinus, Landkrabbe.

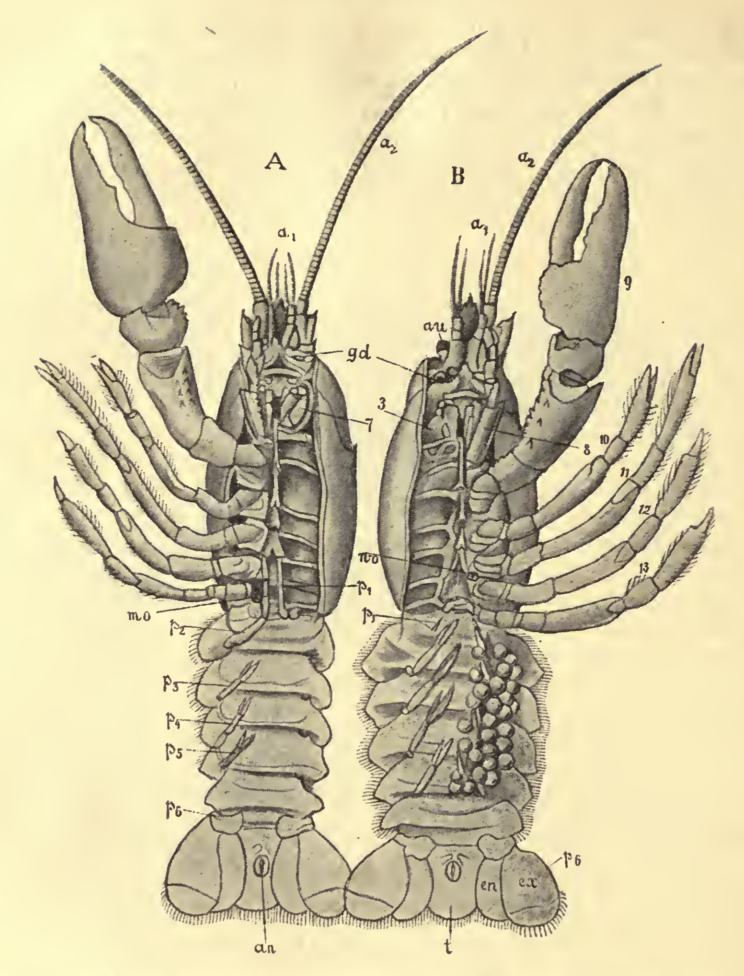


Fig. 204. **Astacus fluviatilis,** von der Bauchseite. *A* Männchen; *B* Weibchen. Beim Männchen sind die 8.—13. und 15.—18. Extremität der linken Körperseite entfernt; beim Weibchen die 2. und 4.—13. der rechten Seite. 3—13 Extremitäten des Cephalothorax, a_1, a_2 vordere und hintere Antenne, *gd* Mündung der Antennendrüse, *wo* weibliche, *mo* männliche Geschlechtsöffnung, p_1—p_6 Pleopoden, *en* Endo-, *ex* Exopodit des letzten Pleopodpaares, *an* Anus, *t* Telson. (Nach HUXLEY.)

I. Aeussere Organisation [1]).

Nirgends im Thierreich bietet das Studium der äusseren Organisation ein grösseres vergleichend-anatomisches Interesse als bei den Arthropoden. Die den Körper mit allen seinen Gliedmaassen äusserlich überziehende mehr oder weniger harte Chitinhülle dient nicht nur den

1) Aus Zweckmässigkeitsgründen, um die grosse morphologische Bedeutung des Leptostrakenkörpers hervorzuheben, wird Nebalia in diesem Abschnitt von den übrigen Malacostraken getrennt behandelt.

inneren Organen zum Schutz, sondern stellt zugleich auch das Skelet dar, an welchem sich die Musculatur von innen anheftet. Hierin liegt der Hauptgrund der bei den Arthropoden so ganz besonders engen Beziehungen zwischen äusserer und innerer Organisation.

Bei der Besprechung der äusseren Organisation der Crustaceen wollen wir successive ins Auge fassen: 1. den Stamm des Körpers, 2. die Extremitäten, welche derselbe trägt, und 3. die Kiemen.

A) Der Körperstamm.

Als solchen bezeichnen wir den gesammten Körper ohne seine Anhänge.

Der Stamm besteht aus einer Anzahl aufeinanderfolgender Glieder (Segmente, Metameren, Somiten).

Die aufeinanderfolgenden Glieder sind gelenkig mit einander verbunden, gegen einander beweglich. Dies wird dadurch ermöglicht, dass die Chitinhülle des Stammes an der Grenze von zwei benachbarten Gliedern dünn und weich bleibt und eine Gelenkhaut bildet.

Aus allgemeinen vergleichend-anatomischen Gründen nimmt man an, dass ursprünglich jedes Stammglied mit Ausnahme des letzten ein Paar Gliedmaassen besass, so dass die Zahl der Gliedmaassenpaare der Zahl der Stammglieder oder Segmente entsprach. — Wir können uns den Crustaceenstamm *schematisch* als aus einer grossen Anzahl von Segmenten bestehend denken, ähnlich wie bei einem Ringelwurm. Das vorderste Segment oder das Kopfsegment ist durch den Besitz der Augen, des Mundes, des Gehirns und eines Extremitätenpaares ausgezeichnet, welches als Fühlerpaar sich durch besondere, weiter unten zu besprechende Eigenthümlichkeiten vor allen übrigen unter sich gleichartigen Extremitäten auszeichnet. Am hintersten gliedmaassenlosen Segment liegt der After.

Dieses Schema der Gliederung des Stammes des Crustaceenkörpers treffen wir bei *keinem bekannten Krebse* verwirklicht. Es zeigen sich vielmehr überall, auch bei denjenigen Krebsen, die man für die der Stammform dieser Abtheilung am nächsten stehenden hält, wichtige Abweichungen.

Zunächst constatiren wir bei *sämmtlichen Krebsen* das Vorhandensein einer äusserlich ungegliederten *vordersten Region des Stammes*, welche im Gegensatz zu unserem Schema nicht *ein*, sondern *5 Paare von Gliedmaassen* trägt. Gestützt auf analoge, wirklich beobachtete Vorkommnisse bei verschiedenen Krebsgruppen ist man geneigt, anzunehmen, dass diese Region durch Verschmelzung eines Kopfsegmentes mit 4 nächstfolgenden Segmenten entstanden sei.

Die vorderste, ungegliederte, 5 Paare von Gliedmaassen tragende Region des Stammes bezeichnet man als **Kopf**.

Den ganzen übrigen gegliederten Körperstamm bezeichne ich, um die Darstellung zu erleichtern, als **Rumpf**.

Der Rumpf der *Entomostraken* besteht aus einer *sehr wechselnden Anzahl von Segmenten*, die in verschiedenen Regionen ein recht verschiedenes Verhalten zeigen können (heteronome Gliederung des Rumpfes). Der Rumpf der *Malacostraken* besteht überall aus der *nämlichen constanten* Anzahl von Segmenten,

nämlich fünfzehn. Er zerfällt überall in zwei scharf unterschiedene Regionen mit constanter Segmentzahl, in eine vordere Brustregion, die aus 8 Segmenten besteht, und in eine hintere Abdominalregion (Pleon), welche die letzten 7 Segmente des Rumpfes umfasst.

Der Rumpf der Leptostraken (Nebalia), welche im System eine vermittelnde Stelle zwischen den muthmaasslichen Stammformen der Entomostraken und denjenigen der Malacostraken einnehmen, letzteren jedoch näherstehen, besteht ebenfalls 1) aus der 8-gliedrigen Brust (welche genau der Brust der Malacostraken entspricht) und 2) einem 8-gliedrigen Abdomen.

Es steht der Annahme nichts im Wege, dass die gleichzähligen Rumpfsegmente sich bei allen Krebsen entsprechen, beispielsweise das 2. oder 6. oder 10. Rumpfsegment eines Isopoden dem 2., 6. oder 10. Rumpfsegment eines Phyllopoden.

Da im Allgemeinen sich die Segmente des Körperstammes, ähnlich wie bei den Annulaten, ontogenetisch in der Reihenfolge von vorn nach hinten differenziren, so dass die neuen jüngsten Glieder immer hinten, vor dem Aftersegment, auftreten, welches das Bildungsmaterial für die im Laufe der Entwicklung neu auftretenden Segmente enthält, so steht auch der Annahme nichts im Wege, dass das Aftersegment sich bei allen Crustaceen entspricht, gleichgültig, aus wie viel Segmenten der ganze Stamm besteht.

Abgesehen von der schon erwähnten muthmaasslichen Verschmelzung vorderster primärer Stammsegmente zu dem ungegliederten Kopfe der Krebse, kann die Gliederung des Stammes, und zwar sowohl des ganzen Stammes als einzelner Regionen desselben gestört oder auch völlig aufgehoben werden. Solche Störungen oder Aufhebungen lassen sich in fast allen Fällen auf eine oder mehrere der folgenden Ursachen zurückführen.

1. Auf das Auftreten einer Schale oder eines Schildes, welcher, als eine von der Rückenseite der hinteren Kopfgegend entspringende Falte oder Duplicatur des Integumentes auftretend, sich in verschiedener Gestalt mehr oder weniger weit über den Stamm, diesen bedeckend oder umhüllend, ausbreiten kann. Ein solcher Schild dient zum grösseren Schutze des Körpers, ausserdem tritt er häufig in nahe Beziehungen zu respiratorischen Funktionen. Da sich bei den verschiedensten Crustaceengruppen und den Larvenformen derselben eine schildartige Hautduplicatur in wesentlich übereinstimmender Weise anlegt, so ist Grund zu der Annahme vorhanden, dass diese eine uralte Eigenthümlichkeit des Crustaceenkörpers darstellt.

Indem der Schild oder die Schale mit dem Integumente aller oder eines Theiles der Rumpfsegmente verwachsen kann, wird die äussere Gliederung des Stammes in grösserer oder geringerer Ausdehnung aufgehoben.

2. Indem vordere Rumpfgliedmaassen als Hilfswerkzeuge bei der Nahrungsaufnahme den am Kopfe zu demselben Zwecke schon bestehenden sich beigesellen, wird eine Verschmelzung der sie tragenden Segmente mit dem Kopfe eingeleitet.

3. Indem die Extremitäten in gewissen Körperregionen ihre verschiedenartigen Funktionen (die fast immer durch Bewegungen der

Gliedmaassen ausgeführt werden) aufgeben und in Folge dessen verkümmern oder ganz verschwinden, geht auch die Selbständigkeit der sie tragenden Segmente mehr oder weniger vollständig verloren, wenn die betreffende Region nicht in anderer Weise eine locomotorische Bedeutung erlangt.

4. Indem der ganze Körper gewisser Crustaceen durch Anpassung an die parasitische Lebensweise die Fähigkeit der activen Locomotion verliert, und indem Hand in Hand damit die Extremitäten verkümmern, wird auch die Gliederung des ganzen Stammes mehr oder weniger vollständig aufgehoben.

Diese erläuternden Bemerkungen vorausgeschickt, will ich die äussere Morphologie des Körperstammes bei den einzelnen Hauptgruppen der Krebse in grossen Zügen schildern.

I. Entomostraca.

Phyllopoda. Am Körperstamme von Branchipus (Fig. 192) erscheint der Rumpf deutlich gegliedert, er zerfällt in eine vordere und eine hintere Region, welche man als Brust und Abdomen bezeichnet hat. Die 11-gliedrige Brust trägt 11 Fusspaare, das vielgliedrige Abdomen ist fusslos und endet mit 2 sogenannten Furcalplatten. Eine Schild- oder Schalenduplicatur fehlt. Der Kopf trägt zwei gestielte, bewegliche Seitenaugen. Bei Apus ist der Stamm zum grössten Theil von einer flachen Schalenduplicatur bedeckt, welche mit den vorderen Brustsegmenten verschmilzt. Der Rumpf besteht aus einer sehr grossen Zahl von Segmenten, von denen die hintersten fusslos sind. Bei den Estheriden ist der Körper ganz von einer zweiklappigen Schalenduplicatur umhüllt, welche auch die Gliedmaassen seitlich bedeckt. Der Rumpf besteht aus zahlreichen Segmenten. Die hintersten gliedmaassenlosen bilden im Gegensatz zu den zahlreichen vordern Brustsegmenten ein kurzes Abdomen. Eine zweiklappige Schale kommt auch den Cladocera zu; auch hier bedeckt sie die Gliedmaassen. Sie lässt aber hier den deutlich abgesetzten Kopf unbedeckt. Am Rumpfe ist die Gliederung aufgehoben. Er trägt 4—6 Beinpaare und endet mit einem ungegliederten gliedmaassenlosen Abdomen.

Ostracoden. Der Körper ist ganz von einer zweiklappigen Schale eingehüllt, in welcher sich auch die Gliedmaassen bergen können. Der ganze Stamm ist ungegliedert. Ausser den 5 Gliedmaassenpaaren des Kopfes trägt er nur noch 2 Fusspaare, so dass der Rumpf ausserordentlich reducirt erscheint.

Copepoden. Eine Schild- oder Schalenduplicatur fehlt hier durchgängig. Was die übrigen sehr verschiedenartigen Verhältnisse des Stammes anbetrifft, so stehen dieselben in innigen Beziehungen zu der Lebenweise der Thiere. Bei den meist frei lebenden Gnathostomata ist der Rumpf deutlich gegliedert (Fig. 195). Man kann an ihm eine gliedmaassentragende, aus fünf Segmenten bestehende Brust-, und eine ebenso viele Segmente zählende fusslose Abdominalregion unterscheiden. Das vorderste Brustsegment ist mit dem Kopfe zu einer unvollständigen Kopfbrust (Cephalothorax) verschmolzen. Das Abdomen endet mit 2 gablig divergirenden borstentragenden Gliedern (Furcalgliedern). Bei gewissen Notodelphydenweibchen tragen die 4 freien beintragenden Rumpfsegmente dorsalwärts je eine unpaare flügelartige Duplicatur.

Bei den Siphonostomata und Argulidae lässt sich entsprechend der mehr oder minder ausgesprochenen parasitischen Lebensweise eine fortschreitende Verwischung der Gliederung des Rumpfes und Reduktion des Abdomens beobachten. Der Stamm zeigt sich bei einigen Schmarotzern aus der zuerst namhaft gemachten Gruppe (Lernaeiden, Lernaeopodiden, Chondracanthiden) in verschiedener, oft recht bizarrer Gestalt, welche keine Krebsähnlichkeit mehr erkennen lässt.

Fig. 205. Fig. 206.

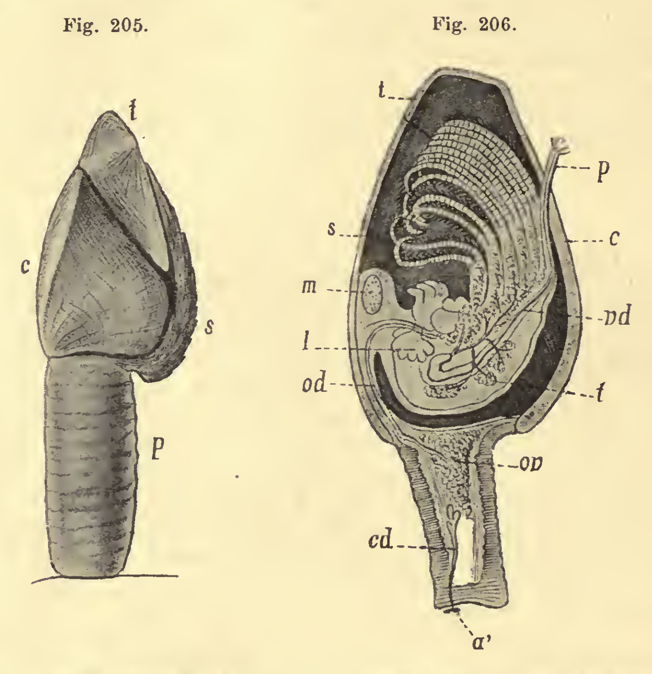


Fig. 205. **Lepas anatifera** (nach DARWIN). Etwas schief von der Carinalseite gesehen. *c* Carina, *t* Tergum, *s* Scutum, *p* Stiel.

Fig. 206. **Organisation von Lepas** (nach CLAUS). Die rechte Hälfte der Schale des Körperintegumentes entfernt. *t* Tergum, *s* Scutum, *c* Carina, *m* Schliessmuskel der Scuta, *l* Leber, *od* Ovidukt, *ov* Ovarium, *cd* Cementdrüse, a^1 vordere (Haft-) Antenne, *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *p* cirrusförmiger Penis.

Cirripedia. Diese sind im erwachsenen Zustande festsitzende oder parasitische Thiere. Die Krebsähnlichkeit im äusseren Habitus hat sich nur bei den frei beweglichen Jugendstadien erhalten, während sie bei den erwachsenen Formen stark beeinträchtigt ist. Betrachten wir zunächst die festsitzenden Lepadiden oder Entenmuscheln (Fig. 205 und 206), so können wir zunächst äusserlich einen festsitzenden Stiel und eine plattgedrückte, an einer Seite spaltförmig geöffnete Schale unterscheiden, welche vom Stiel getragen wird und z. B. bei Lepas aus 5 Kalkplatten besteht. Oeffnen wir die Schale, so finden wir in ihrem Innern den undeutlich gegliederten, lange Rankenfüsse tragenden Körper (Fig 206), der in der Nähe der Insertion des Stieles an der Schale befestigt ist. Die Rankenfüsse sind nach der dem Stiele entgegengesetzten Seite des Leibes gerichtet. Ein genaues Studium der Ontogenie und Anatomie hat nun dargethan, dass diese Theile folgendermaassen zu deuten sind. Der Stiel entspricht dem ausgezogenen Vordertheil des Krebs-

kopfes, der sich festgeheftet hat und der an seinem vordern Ende noch die sehr vereinfachten vorderen Antennen in Gestalt sehr kleiner Haftorgane a_1 trägt. Die Schale ist eine Integumentduplicatur, die von der hinteren Kopfregion entspringt. Sie entspricht der Schale oder dem Schilde so mancher anderer Krebse. In der Chitinhaut dieser Duplicatur entstehen aber bei den Cirripedien durch Verkalkung die verschiedenen Kalkplatten, von denen ich gleich nachher noch sprechen will. Am undeutlich gegliederten in der Schale eingeschlossenen Körper entspricht der dem Stiel zunächst liegende (vordere) Theil der hinteren Kopfregion, während der übrige die langen Rankenfüsse tragende Theil der Brust eines Entomostraken entspricht, an den sich ein kleiner stummelförmiger Theil als reducirtes

Fig. 207.

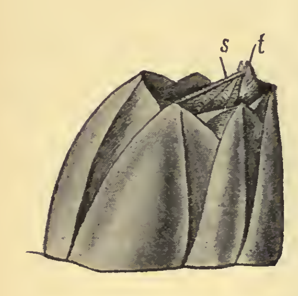


Fig. 207. **Gehäuse von Balanus Hameri**, von der Seite (nach DARWIN). *s* Scutum, *t* Tergum.

Fig. 208.

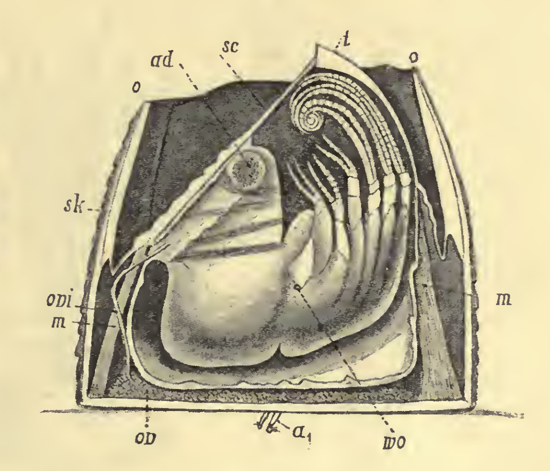


Fig. 208. **Balanus tintinnabulum**, nach Entfernung der rechten Hälfte des Schalenkranzes. *o—o* Ränder der Oeffnung des Schalenkranzes *sk*, *sc* Scutum, *t* Tergum, a_1 vordere (Haft-) Antenne, *ov* Ovarium, *ovi* Ovidukt, *wo* weibliche Geschlechtsöffnung, *m* Muskeln zur Bewegung der Scuta und Terga, *ad* Musculus adductor scutorum. (Nach DARWIN.)

Abdomen anschliesst. Das Abdomen trägt einen langen Anhang, das männliche Begattungsorgan *p*. Es ist auf der Bauchseite nach vorn umgeschlagen und liegt zwischen den Rankenfüssen. Die Brust besteht aus 6 undeutlich abgegrenzten Segmenten.

Was die Schalenstücke oder Kalkplatten der Integumentduplicatur (des Mantels) anlangt, so finden wir bei Lepas deren 5, eine unpaare und 4 paarige. Das unpaare Stück *c* liegt auf der Rückseite und wird als Carina bezeichnet. Die paarigen *s*, *t* liegen rechts und links, man nennt die vorderen Scuta, die hinteren Terga. Der Mantel- oder Schalenspalt liegt hinten und ventral. Bei anderen Lepadiden können noch accessorische Schalenstücke, sowohl ein unpaares, als paarige hinzukommen.

Im Gegensatz zu den Lepadiden ist bei den Balaniden (Fig. 207 und 208) der festsitzende vordere Kopftheil des Stammes nicht stielartig verlängert. Der Mantel erhält durch Verkalkung mehrere fest verbundene Schalenstücke, welche den Körper wie eine Ringmauer umgeben. Zu dieser Ringmauer bilden die Scuta und Terga eine Art beweglichen Deckels. — Bei den in Schalen von Cirripedien und Mollusken lebenden Abdominalia ist die Zahl der

Brustsegmente reducirt, der Körper in einen flaschenförmigen Mantel eingeschlossen, welcher nicht verkalkt, da die Schale des Wohnthiers an die Stelle der eigenen schützenden Kalkplatten tritt. Eine ähnliche Lebensweise wie die Abdominalia führen die Apoda, welche im Mantel anderer Cirripedien leben. Eine Manteldupplicatur gelangt hier nicht mehr zur Ausbildung. Der 11-ringelige Stamm affectirt die Form einer Fliegenmade und ist der Rankenfüsse verlurstig gegangen. — Den höchsten Grad der Degradation erfährt der Krebskörper bei den parasitisch am Abdomen von Decapoden schmarotzenden Rhizocephalen. Wir haben es hier mit einem ungegliederten, der Gliedmaassen völlig entbehrenden Sack (Fig. 209) zu thun, der

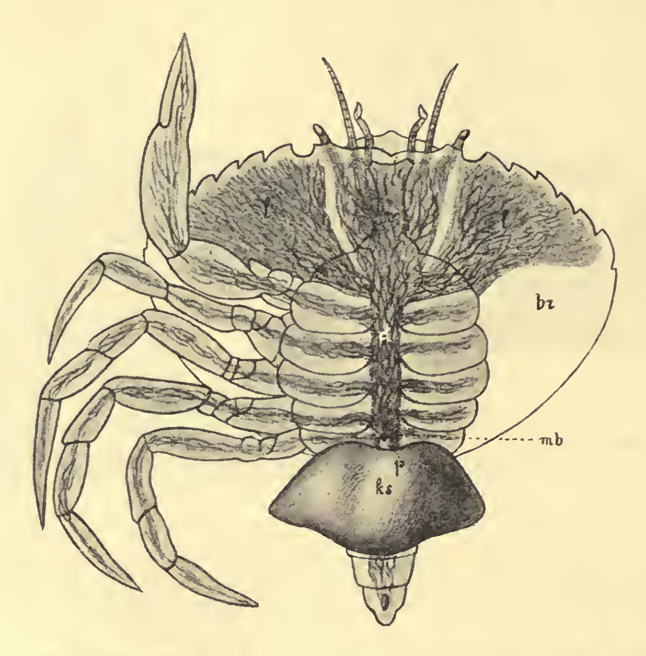


Fig. 209. **Sacculina carcini**, in situ am Wirthe (nach einer etwas schematisch gehaltenen Originalzeichnung des Herrn Prof. Delage in Paris). *br* Kiemengegend, *l* Leberregion, *d* Darmregion des Wirthes (Carcinus), *ks* Körper, *p* Stiel der Sacculina, *mb* Basilarmembran, von der alle Wurzeln ausgehen.

die Eingeweide (Hoden, Eierstock, Cementdrüse, Ganglion) enthält und selbst wieder von einer äusseren Membran sackartig umhüllt wird. Diese äussere Membran, welche die Bruthöhle umhüllt, ist, wie es scheint mit Unrecht, als Mantel betrachtet werden. Eine nach aussen führende Oeffnung derselben wird als Kloake bezeichnet. Der Körper ist vermittelst eines kurzen Haftstieles am Leibe des Wirthes befestigt. Am Haftstiel entspringen lange verästelte Filamente, welche in den Leib des Wirthes eindringen und aus demselben dem Parasiten die Nahrung in ähnlicher Weise zuführen, wie die Wurzel einer Pflanze die Nahrung aus der Erde. Dass die Rhizocephalen, die man auch als besondere Ordnung (Kentrogonida) neben den Cirripedien zu den Entomostraken gestellt hat, Krebse, und zwar den Cirripedien nahe verwandte Krebse sind, können wir nur aus ihrer Ontogenie erfahren. Sie besitzen nämlich denen der Cirripedien ganz

ähnliche freischwimmende und mit Krebsbeinen versehene Jugendformen.

Bei vielen Cirripedien kommen neben den gewöhnlichen hermaphroditischen Individuen noch ganz abweichend gestaltete complementäre Zwergmännchen vor, über die später Einiges gesagt werden soll.

II. Leptostraca.

Diese Abtheilung nimmt in der Gliederung des Stammes (Fig. 197) eine vermittelnde Stelle zwischen Entomostraken (speciell Phyllopoden) und Malacostraken ein. Wie bei letzteren besteht die auf den Kopf folgende Brust aus acht hier sehr kurzen, aber deutlich abgegrenzten gliedmaassentragenden Segmenten. Auf die Brust folgt das wohl entwickelte, kräftige Abdomen, das aus zahlreicheren Segmenten, als das typisch 7-gliedrige Abdomen der Malacostraken, nämlich aus acht Segmenten besteht, auf welche noch 2 sogenannte Furcaläste folgen. Die 6 vorderen Abdominalsegmente tragen Gliedmaassen, die beiden letzten nicht. Es dürften die 6 gliedmaassentragenden Abdominalsegmente den 6 vorderen Abdominalsegmenten der Malacostraken entsprechen. — An der Rückenseite der hinteren Kopfgegend entspringt eine Integumentduplicatur, welche in Form einer zarten zweiklappigen, seitlich comprimirten Schale die Brust und die vorderen 4 Abdominalsegmente einhüllt, ohne mit ihnen zu verschmelzen. Diese Schale bedeckt auch, nach Art der entsprechenden Schale mancher Entomostraken, einen grossen Theil der Gliedmaassen, wie aus der Figur ersichtlich ist. Jederseits trägt der Kopf ein gestieltes Facettenauge.

III. Malacostraca.

Die Gliederung des Körperstammes dieser grossen Abtheilung betreffend, müssen vor allem zwei charakteristische Eigenthümlichkeiten hervorgehoben werden.

Erstens. Abgesehen vom ungegliederten Kopf, der die typische Anzahl (5) von Gliedmaassenpaaren trägt, besteht der Rumpf überall aus 2 Regionen, der Brust und dem Abdomen. Die erstere weist überall und constant 8 Segmente, das letztere 7 Segmente auf. Alle diese Segmente, mit Ausnahme des letzten Abdominalsegmentes, sind typisch mit je einem Gliedmaassenpaar ausgestattet. Häufig bilden die Gliedmaassen des 6. Abdominalsegmentes zusammen mit dem 7. oder Endsegment eine Schwanz- oder Ruderflosse.

Zweitens. Die Segmente der Brust zeigen eine Tendenz, mit dem Kopfe zu verschmelzen. Es sind entweder nur das vorderste oder die vordersten Segmente, welche durch Verschmelzung mit dem Kopf einen unvollständigen Cephalothorax bilden, oder es vereinigen sich alle Brustsegmente unter einander und mit dem Kopf zu einem vollständigen Cephalothorax, der dann nur noch auf der Bauchseite der Brustregion äussere Andeutungen der ursprünglichen Segmentirung erkennen lässt.

Arthrostraca (Amphipoden, Isopoden und Anisopoden). Das vorderste Brustsegment ist mit dem Kopfe verschmolzen. Es bleiben also 7 Brustsegmente frei (Fig. 198). Die Augen sind sitzend (Edriophthalmata). Bei den Amphipoden ist der Stamm seitlich comprimirt. Die Amphipodenabtheilung der Caprelliden (Fig. 199) zeigt manche wichtige Besonderheiten. Es ist nämlich auch das 2. Brustsegment mit dem Kopfe verschmolzen, so dass nur noch 6 freie Thoracalsegmente vorkommen. Das Abdomen ist ver-

kümmert stummelförmig. Der Körperstamm der Isopoden ist dorsoventral abgeplattet. Es kommt bei einzelnen Isopoden zu einer Verschmelzung weiterer Brustsegmente mit dem Kopfe. So ist bei den Praniziden (Anceus) sogar noch das 3. Brustsegment in den unvollständigen Cephalothorax einbezogen. Während sonst den Arthrostraken eine Schalenduplicatur (Rückenschild) fehlt, findet sich eine solche bei den Anisopoden, wenn auch in geringer Entwickelung. Bei diesen sind die 2 vordern Brustsegmente mit dem Kopfe verschmolzen. Bei parasitisch lebenden Isopoden kann die Gliederung des Körperstammes undeutlich und verwischt sein und der Stamm selbst asymmetrisch werden.

Thoracostraca. Ueberall ist vom Kopfe aus eine Schalenduplicatur entwickelt, welche als Kopfbrustschild dorsalwärts mit dem Integumente einer geringeren oder grösseren Anzahl von Brustsegmenten verschmilzt, aber, im Gegensatz zu den entsprechenden Hautduplicaturen der Entomostraken und Leptostraken, nur den Stammtheil der Brust, niemals die Extremitäten und das Abdomen bedeckt. Am Kopfe 2 mit Ausnahme der Cumaceen gestielte Facettenaugen. (Podophthalmata.)

I. Cumaceen (Fig. 200). Das Kopfbrustschild bleibt klein, in den Cephalothorax sind die 3 oder 4 vorderen Brustsegmente einbezogen, die 5 oder 4 hinteren bleiben frei und deutlich von einander abgegrenzt. Das Abdomen ist lang und schlank, deutlich gegliedert. Beim Weibchen trägt es keine Füsse; nur das 6. Segment besitzt jederseits einen zweiästigen Griffel. Die beiden Augen (wenn vorhanden) zu einem unpaaren verschmolzen oder einander sehr genähert.

II. Stomatopoden (Fig. 201). Das Kopfbrustschild ist mit den vordersten Brustsegmenten verschmolzen und bedeckt die Brust mit Ausnahme der 3 hintern Brustsegmente, welche frei bleiben. Das breite Abdomen ist sehr kräftig entwickelt, länger als der Cephalothorax. Die kräftig entwickelten lamellösen Füsse des 6. Abdominalsegmentes bilden mit dem fusslosen Endsegment (Telson) eine stattliche Schwanzplatte (Schwimmflosse.)

III. Schizopoda (Fig. 202). Das weichhäutige Kopfbrustschild bedeckt gewöhnlich den ganzen Thorax und verschmilzt auch mit dem Rückenintegument einer wechselnden Anzahl von Brustsegmenten. Immer aber bleiben ein oder mehrere Brustsegmente unverschmolzen. Bei den Mysidaceen sind die 5 letzten, bei den Euphausiaceen nur das letzte Rumpfsegment nicht mit dem Rückenschild verschmolzen. Abdomen langgestreckt, kräftig, endigt mit einer Schwimmflosse.

IV. Decapoden (Fig. 203 und 204). Das kräftige, bisweilen durch Kalkablagerung in seiner Chitinhaut steinharte Kopfbrustschild bedeckt gewöhnlich die ganze Brust und ist auch mit dem dorsalen Integumente der Brustsegmente verschmolzen. So kommt ein vollständiger Cephalothorax zu Stande. Die frei zu Seiten der Brust nach abwärts vorragenden Platten des Kopfbrustschildes bedecken als Kiemendeckel, Branchiostegiten die beiden Athemhöhlen. Form und Dimensionen des Abdomens sind sehr verschieden. Bei den Macruren ist das Abdomen stark entwickelt. Der gesammte Stamm ist bei den guten Schwimmern (z. B. den Garneelen) seitlich comprimirt, während er bei denjenigen Macruren, die gewöhnlich kriechend und nur zeitweise und weniger geschickt schwimmend sich fortbewegen (Astaciden, Palinuriden, Galatheidae, Thalassinidae) dorsoventral mehr oder weniger abgeplattet ist. Das Abdomen endet immer

mit einer kräftigen Schwanzflosse (Endsegment + Füsse des 6. Abdominalsegments). Bei den in leeren Schneckenschalen lebenden Paguriden (Einsiedlerkrebsen) ist das letzte Brustsegment gesondert, nicht mit dem Cephalothorax verschmolzen, das Abdomen, welches in der leeren Schneckenschale steckt, weichhäutig, die Schwanzflosse reducirt, nach vorn umgekrümmt. Die Brachyuren sind dadurch ausgezeichnet, dass das Abdomen zu einer kleinen Platte reducirt ist, welche nach vorn auf die Bauchseite der Kopfbrust umgeschlagen ist, so dass man bei der Betrachtung dieser Krebse von oben nur die Kopfbrust wahrnimmt. Die Abdominalgliedmaassen sind der Zahl und der Gestaltung nach reducirt. Die Schwanzflosse ist vollständig verkümmert.

B) Die Extremitäten.

Nach dem oben entworfenen Schema der Gliederung des Krebskörpers wäre jedes Segment mit Ausnahme des letzten mit einem Paar gegliederter Extremitäten ausgestattet, welche seitlich am Bauche mit dem Körperstamm articuliren. Indem wir nun das Schema mit Hinblick auf die Gliedmaassen vervollständigen, müssen wir das Gliedmaassenpaar des vordersten Segmentes allen übrigen Fusspaaren gegenüberstellen. Die Gliedmaassen des ersten Paares sind nämlich nicht gespalten, sie bestehen aus einer einzigen Reihe aufeinanderfolgender Glieder. Die Gliedmaassen aller übrigen Paare theilen sich in 2 Aeste. Wir bezeichnen sie als Spaltfüsse. An einem solchen Spaltfuss unterscheiden wir 3 Theile, erstens den Schaft oder Stamm (Protopodit), zweitens den Innenast (Endopodit) und drittens den Aussenast (Exopodit). Der Schaft besteht aus 2 Gliedern, von denen das eine proximale mit dem Leibesstamm articulirt, während das zweite distale die beiden Aeste trägt. Die beiden Aeste sind selbst wieder gegliedert, der Innenast ist der Medianebene des Körpers zu-, der Aussenast ist von ihr abgewandt.

Die Gliedmaassen der Krebse erfahren je nach den speciellen Leistungen, die sie übernehmen, die mannigfaltigsten Umgestaltungen, immer aber lassen sie sich auf die schematische Form zurückführen, die 2 Gliedmaassen des ersten Paares auf die ungespaltene Gliedmaasse, alle übrigen auf den Spaltfuss.

Es ist zweckmässig, zunächst die Gliedmaassen der Nauplius-Larve zu betrachten, jener jüngsten Krebslarve, welche bei den Entomostracen allgemein verbreitet ist und auch bei einigen Malacostraken vorkommt. Die aus dem Ei schlüpfende Naupliuslarve, deren Körperstamm ungegliedert ist, besitzt constant 3 Paar Gliedmaassen. Die Gliedmaassen des ersten Paares sind einfache Füsse, die des zweiten und dritten Paares sind Spaltfüsse.

Ueberall werden die Gliedmaassenpaare des Nauplius zu den drei vordersten Gliedmaassenpaaren des erwachsenen Thieres. Das vorderste Gliedmaassenpaar wird zu den vordern Antennen, das zweite zu den hinteren Antennen, das dritte zu den Mandibeln der erwachsenen Thiere. Bei der meist von zahlreichen Häutungen begleiteten Metamorphose des Nauplius in das erwachsene Thier streckt sich der Larvenkörper, und es sprossen hinter den drei Gliedmaassenpaaren des Nauplius am Körperstamm neue Gliedmaassen, und zwar im Allgemeinen in der Richtung von vorn nach hinten. Alle diese sich neu anlegenden Gliedmaassen sind der Anlage nach Spaltfüsse. Bei ihrer Verwandlung in die entsprechenden Glied-

maassen des erwachsenen Thieres behalten sie häufig ihren Charakter als Spaltfüsse bei, häufig aber wird dieser Charakter beim erwachsenen Thier undeutlich oder geht ganz verloren.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen wollen wir zu dem Versuche übergehen, die Gliedmaassen durch die ganze Klasse der Krebse hindurch einer vergleichenden Untersuchung zu unterwerfen, die sich natürlich nur auf das Wichtigste beschränken muss. Die Gliedmaassen sind häufig mit Borsten besetzt, deren Form und Anordnung, obschon systematisch äusserst wichtig, hier nicht berücksichtigt werden kann.

In Uebereinstimmung mit unserer Darstellung des Körperstammes werden wir dabei folgenden Weg einschlagen. Wir werden zunächst die Gliedmaassen des Kopfes durch die ganze Klasse der Krebse hindurch vergleichend betrachten, sodann die Gliedmaassen des Rumpfes. Bei der Behandlung dieser letzteren empfiehlt es sich, das Material nach den Hauptgruppen der Crustaceen, als da sind die Entomostraca, Leptostraca und Malacostraca, zu sondern.

I. Die Gliedmaassen des Kopfes.

Der Kopf trägt bei allen Krebsen 5 Paar von Gliedmaassen, welche in der Reihenfolge von vorn nach hinten als vordere Antennen, hintere Antennen, Mandibeln, vordere Maxillen und hintere Maxillen bezeichnet werden. Die vorderen drei Paare entsprechen den drei Beinpaaren des Nauplius.

a) Die vorderen Antennen (Antennulae) (Fig. 210).

Sie liegen vor dem Munde und bestehen typisch aus einer einzigen Gliederreihe. Im Allgemeinen fungiren sie als Tastorgane, sind daneben meist auch Träger der Geruchsorgane und bisweilen der Gehörorgane.

Entomostraca. Bei allen Entomostraca bestehen die Antennulae in typischer Weise aus einer einzigen Reihe von Gliedern. Bei den Phyllopoden (Fig. 210 E) sind die Antennulae klein, tragen zahlreiche Riechfäden und werden als Spür- oder Riechantennen bezeichnet. Kräftig entwickelt, bisweilen

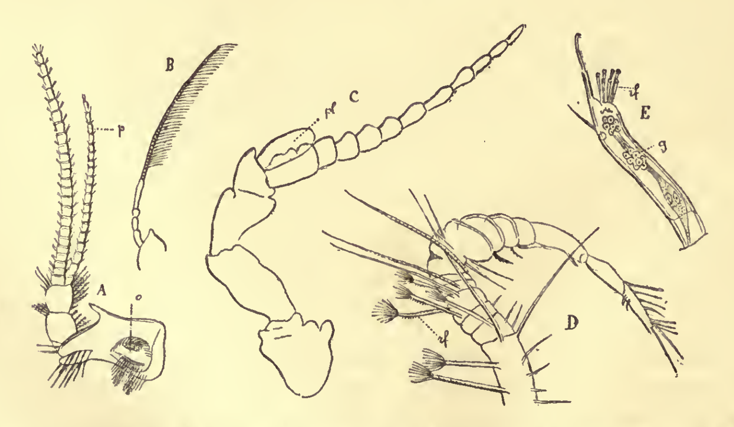


Fig. 210. **Vordere Antenne (Antennula) verschiedener Krebse.** *A* von **Astacus** (nach HUXLEY). *o* Gehörsack. *B* von **Munnopsis typica,** Isopode (nach SARS) ♂. *C* von **Nebalia Geoffroyi** ♂ (nach CLAUS), ohne die Borsten. *pl* Platte. *D* von **Cyclops serrulatus** ♂ (nach CLAUS). *rf* Riechfäden. *E* von **Daphnia pulex** (nach LEYDIG). *rf* Riechfäden, *g* Ganglion.

ebenfalls mit Riechfäden besetzt, aber vornehmlich als Bewegungsorgane (Kriech- und Schwimmbeine) fungirend finden wir sie bei den Ostracoden (Fig. 194). Die vorderen Antennen der Copepoden sind besonders bei den freischwimmenden Formen als Schwimmfüsse kräftig entwickelt und länger als alle übrigen Gliedmaassen (Fig. 195). Sie tragen Riechfäden und dienen beim männlichen Geschlecht als Organe zum Erhaschen und Festhalten der Weibchen bei der Begattung (Fig. 210 D). Bei den parasitischen Formen sind sie gewöhnlich stark verkürzt. Sehr klein und als Gliedmaassen verkümmert sind die vorderen Antennen bei den Cirripedien (Fig. 206 und 208). Die Cementdrüse, deren Sekret zur Befestigung des Körpers an der Unterlage dient, mündet an ihnen aus. Sie fehlen, ebenso wie alle übrigen Gliedmaassen, bei den Rhizocephalen. Bei allen Cirripedien aber, auch bei den Rhizocephalen, sind sie bei den freischwimmenden Jugendformen (dem Nauplius und der sogenannten cyprisähnlichen Larve) wohl entwickelt.

Leptostraca. Bei Nebalia (Fig. 210 C) sind die Antennulae wohl entwickelt. Sie bestehen aus einem viergliederigen Schaft, welcher zwei Geisselanhänge trägt, von denen der eine die Form einer Platte annimmt, der andere schlank, vielgliedrig ist und Riechfäden trägt. Diese beiden Geisselanhänge können nicht etwa als Exo- und Endopodit eines Spaltfusses, welche immer am 2. (distalen) Gliede des Schaftes (Protopodit) entspringen, betrachtet werden. Der Schaft mit der vielgliederigen Geissel entspricht der ungetheilten einreihigen Antenne. Die Platte ist eine Neubildung.

Malacostraca. Auch hier sind die vorderen Antennen gut ausgebildet, mit Riechfäden besetzt. Sie bestehen gewöhnlich aus einem drei- bis viergliedrigen Schaft und 2 Geisseln, von denen die eine (Nebengeissel) einen secundären Nebenast der Antennula darstellt (Fig. 210 A). Bisweilen kommen 2 Nebengeisseln vor, bisweisen fehlt die Nebengeissel (Isopoden) und es zeigt dann die Antennula das für sie typische Verhalten, indem sie eine ungetheilte Extremität darstellt (Fig. 210 B). Im Einzelnen sind die Antennulae der Malacostraca recht verschiedenartig gestaltet; sie bieten mehr oder weniger beträchtliche Verschiedenheiten bei beiden Geschlechtern. Dass die Antennulae im Gegensatz zu allen übrigen zweiästigen oder spaltfüssigen Gliedmaassen auch bei den Malacostraken ursprünglich ungespalten waren, und dass die Nebengeisseln Neubildungen sind, wird vornehmlich durch die Naupliuslarve bewiesen, die bei einigen Malacostraken vorkommt. Bei dieser sind die Gliedmaassen des ersten Paares (die spätern Antennulae) immer ungetheilt, nicht zweiästig.

b) Die hinteren Antennen (Fig. 211).

Sie entsprechen dem 2. Gliedmaassenpaare des Nauplius (seinem ersten Spaltfusspaar) und dienen häufig als Fühler. Typisch bestehen sie aus dem zweigliederigen Schafte (Protopodit), einem Aussenast (Exopodit) und einem Innenaste (Endopodit). So finden wir die hinteren Antennen bei vielen Entomostraken.

Entomostraca. Unter den Phyllopoden treten die hinteren Antennen bei den Cladoceren als kräftige 2-ästige Ruderantennen auf (Fig. 193). Bei Apus sind sie verkümmert, bei Branchipus zu Greifzangen umgewandelt. Unter den Ostracoden sind die hinteren Antennen bei den Halocypriden und Cypriniden zweiästige Schwimmfüsse. Der Exopodit ist jedoch ziemlich verkümmert, beim Männchen mit Greifhacken besetzt. Bei den Cyprididen und Cytheriden aber sind sie durch Ausfall des

Exopoditen einfach (d. h. nicht gabelästig), beinartig. Die hinteren Antennen sind bei den meisten Copepoden Klammerorgane. Bei einigen freilebenden Formen sind sie typisch zweiästig (Fig. 211 D), bei andern einfach, mehrgliedrig (Fig. 211 C). Bei den parasitischen Copepoden aber erscheinen sie zu kurzen, einfachen Klammerhaken rückgebildet (Fig. 211 E). Den Cirripedien fehlen die hinteren Antennen im erwachsenen Zustande stets.

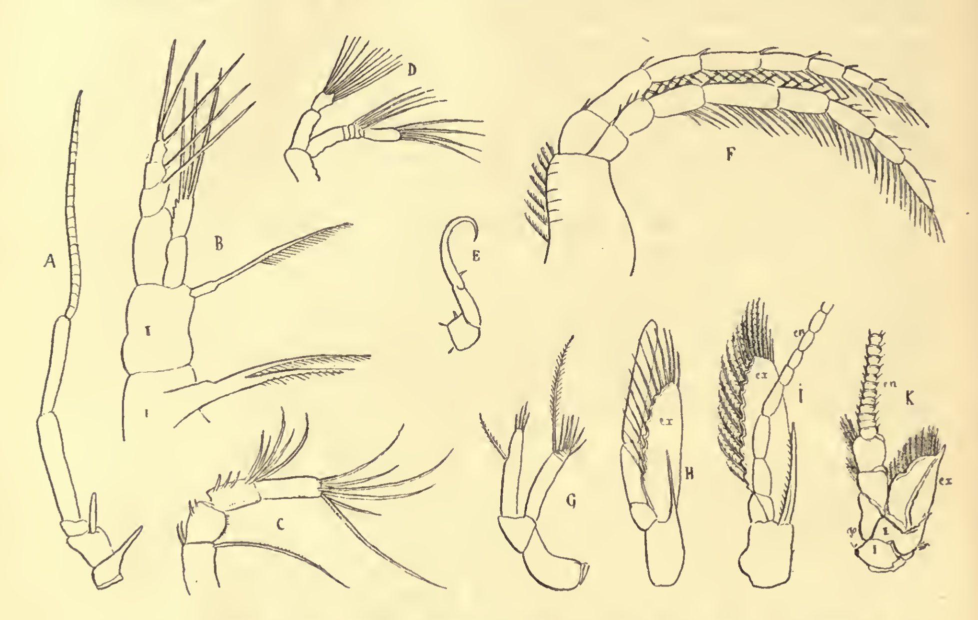


Fig. 211. **Zweite oder hintere Antenne verschiedener Krebse.** *A* **Iolanthe acanthonotus**, Isopode (nach BEDDARD). *B* **Eulimnadia texana**, Larve (nach PACKARD). *C* **Cyclops signatus** (nach ULJANIN). *D* **Pseudocalanus elongatus** (nach BRADY). *E* **Trebius caudatus**, parasitischer Copepode (nach KROYER). *F* **Eulimnadia Agassizii**, adult. Phyllopode (nach PACKARD). *G—I* **Euphausia pellucida** (nach SARS). *G* Letztes Furciliastadium; *H* erstes Cyrtopiastadium; *I* junge Euphausia. *K* **Astacus fluviatilis** (nach HUXLEY). *go* Mündung der grünen Drüse (Antennendrüse), *ex* Exopodit (Squama), *en* Endopodit mit Geissel, *I* proximales, *II* distales Glied des Protopoditen.

Leptostraca. Nebalia (Fig. 197). Der Exopodit fehlt. Die hinteren Antennen bestehen aus einem dreigliedrigen Schaft und einer vielgliedrigen Geissel, welche beim Männchen ausserordentlich lang ist.

Malacostraca. Sehr verbreitet ist in dieser Abtheilung folgender Bau der hintern Antennen. Eine solche Antenne besteht aus einem gewöhnlich fünfgliedrigen Schaft und einer vielgliedrigen (geringelten) dünnen Geissel. Das 2. Glied des Schaftes trägt eine sogenannte Schuppe (Squama). Dieser Bau der hinteren Antennen ist folgendermaassen zu deuten. Die 2 ersten Glieder des Schaftes entsprechen dem Protopoditen, die 3 übrigen Glieder zusammen mit der Geissel dem Endopoditen, die Schuppe dem Exopoditen eines typischen Spaltfusses. Dies geht unzweifelhaft aus der Entwickelungsgeschichte einiger Malacostraken hervor, bei deren Larven (Nauplius, Protozoëa) die 2. Antennen den typischen Bau von Spaltfüssen (Fig. 211 G) zeigen und der (oft noch gegliederte) Exopodit zu der Schuppe

der Antenne des erwachsenen Thieres sich umwandelt. Die 3 distalen Glieder des Schaftes sind also nur die vergrösserten 3 proximalen Glieder des Endopoditen.

Arthrostraca. Amphipoda. Die Squama (Exopodit) fehlt. Bei Hyperidenweibchen die ganzen Antennen rudimentär. Isopoda. Squama fehlt. Bei Bopyriden und Entonisciden die ganzen Antennen rudimentär. Anisopoda. Squama bei Apseudes vorhanden.

Thoracostraca. Cumacea. Antennen ohne Squama, beim Männchen mit ausserordentlich langer Geissel, beim Weibchen rudimentär. Stomatopoda. Antennen mit grosser Squama. Schizopoda. Antennen mit wohl entwickelter Squama (Fig. 211 G—I). Decapoden. Die hinteren (äusseren) Antennen mit Ausnahme der Brachyuren mit Squama (Fig. 211 K).

Es zeigt sich bei den Krebsen eine constante Beziehung der sowohl bei Entomostraken als Malacostraken beobachteten Antennendrüsen zu den 2. Antennen. Sie münden nämlich stets am Basalgliede ihres Protopoditen aus.



Fig. 212. **Mandibel verschiedener Krebse.** *A* **Lucifer**, Nauplius (nach Brooks). *B* **Nebalia** ♀ (nach Claus). *C* **Campylaspis nodulosa**, Cumacee (nach Sars). *D* 0,8 mm Larve von **Branchipus** (nach Claus). *E* **Notodelphys Allmannii** (nach Thorell). *F* **Cyclops tenuicornis** (nach Claus). *G* **Apus lucasanus** (nach Packard). *H* **Xestoleberis aurantia**, Cytheride, Ostracode (nach Dahl). *I* **Astacus fluviatilis** (nach Huxley). *I* proximales, *II* distales Glied des Protopoditen, *ex* Exopodit, *en* Endopodit (Taster), *k* Kaustück, Kaulade.

c) Die Mandibeln (Fig. 212).

Die Mandibeln entsprechen dem 3. Extremitätenpaare (dem 2. Spaltfusspaare) des Nauplius. Sie liegen vorn zu Seiten des Mundes und dienen als Kauwerkzeuge. Sie sind ursprünglich typische Spaltfüsse, die aber durch Uebernahme der Kauthätigkeit in mannigfacher Weise umgestaltet erscheinen. Immer ist es das Basalglied des Protopoditen, welches als das dem Munde zunächst liegende Glied sich zu einem mannigfaltig gestalteten, harten, an der dem Munde zugekehrten Seite häufig bezahnten Kautheil (corpus mandibulare) umbildet, während

alle anderen Theile der Gliedmaasse dem Kautheil gegenüber mehr oder weniger zurücktreten oder ganz verkümmern.

Entomostraca. Bei den Phyllopoden (Fig. 212 G) ist die Mandibel schon ganz auf den verhornten Kautheil reducirt. Die Mandibeln der Ostracoden (H) haben die typische Form vollständiger erhalten. Auf das kräftig entwickelte Kauglied folgt ein gegliederter „Taster", dessen erstes Glied (welches dem distalen Glied des Protopoditen entspricht) eine kleine Fächerplatte tragen kann. Diese repräsentirt den Exopoditen, während der Taster, mit Ausnahme seines ersten Gliedes, den Endopoditen darstellt. Die Mandibeln sind bei den freilebenden Copepoden (E, F) bezahnte Kauwerkzeuge und tragen einen Taster. Das erste Glied des Tasters (2. Glied des Protopoditen) kann einen gegliederten Exopoditen tragen. Bei den parasitischen Formen sind die Mandibeln zu stiletförmigen Stechorganen umgebildet. Unter den Cirripedien fehlen die Mandibeln bei den Rhizocephalen, bei den übrigen Gruppen sind sie als tasterlose Kautheile ausgebildet.

Leptostraken (B) und Malacostraken (A, C, I). Ueberall fehlt der Exopodit, der nur im Naupliusstadium bei einigen Malacostraken vorhanden ist. Die Mandibel besteht aus dem basalen Kau- oder Schneideglied und einem oft dreigliedrigen Taster, dessen erstes Glied zum Protopoditen gehört, während die beiden letzten Glieder den Endopoditen darstellen. Der Taster kann hie und da fehlen, er fehlt gänzlich bei den Cumaceen (C).

Wir ersehen aus der vorstehenden Uebersicht, dass unter allen Krebsen nur die Ostracoden und vor allem die Copepoden im Baue der Mandibeln noch einen ursprünglichen Zustand repräsentiren, indem sich bei ihnen allein der Exopodit beim erwachsenen Thiere erhalten hat.

d) Die vorderen Maxillen (Fig. 213).

Sie liegen bei allen Krebsen in unmittelbarer Nähe des Mundes und dienen, wie die Mandibeln und die hinteren Maxillen, vorzugsweise zum Kauen. Der Spaltfusscharakter hat sich viel allgemeiner erhalten als bei den Mandibeln, indem der Exopodit häufiger nachweisbar ist.

Entomostraca. Phyllopoda (D). Die vordern Maxillen sind zu einfachen ungegliederten Kauladen reducirt, ohne Taster. Auch bei den Ostracoden (B, C) ist die Kaulade der Haupttheil, es findet sich aber noch ein Taster und bei Cypriden und Cytheriden ein Exopodit in Form einer fächerförmigen Platte, welche durch ihre Schwingungen bei der Bewegung der Maxillen die Athmung befördert. Die Vordermaxillen der freilebenden Copepoden (A) besitzen Kauladen, Taster und bisweilen noch einen Exopoditen in Form eines fächerförmigen Anhanges; bei den parasitischen Formen hingegen sind sie stark verkümmert. Die Vordermaxillen der Cirripedien sind einfache tasterlose Kauladen, sie fehlen bei den Rhizocephalen.

Leptostraca. Die vorderen Maxillen von Nebalia (H) sind mit zwei Kauladen (Laciniae) versehen und tragen einen langen, gegliederten, peitschenförmigen Anhang, der als Endopodit betrachtet wird. (Er ist, wenigstens beim Weibchen, nach rückwärts und dorsalwärts gebogen und dient als Putzfuss der Innenseite der Schalenduplicatur.)

Malacostraca (E, F, G). Die Maxillen sind plattgedrückt. Ein Exopodit fehlt häufig. Das Distalglied des Protopoditen trägt eine Kaulade (Lacinia interna), ebenso das Basalglied des Endopoditen (Lacinia externa). Der ein- oder zweigliedrige Rest des Endopoditen wird als Taster (Palpus) bezeichnet.

Die Zurückführung der vorderen Maxillen der Malacostraken auf einen Spaltfuss wird ontogenetisch und vergleichend-anatomisch in folgender Weise gerechtfertigt. Bei denjenigen Malacostraken, welche ein freies Nauplius- und Protozoëastadium durchlaufen, erweisen sich die Maxillen noch deutlich als modificirte Beine: sie bestehen aus dem Protopoditen mit Kaulade am



Fig. 213. **Vordere Maxille verschiedener Krebse.** *A* **Notodelphys agilis** (nach Brady). *B* **Cypridina stellifera** (nach Claus). *C* **Cythere viridis** (nach Zenker). *D* **Daphnia similis** (nach Claus). *E* **Euphausia pellucida**, letztes Calyptopsisstadium (nach G. O. Sars). *F* **Astacus fluviatilis** (nach Huxley). *G* **Euphausia pellucida**, adult (nach G. O. Sars.) *H* **Paranebalia longipes** (nach G. O. Sars). *ex* Exopodit, *en* Endopodit, *k* Kaulade, *ki* innere Kaulade, k_2 äussere Kaulade.

distalen Glied, einem zwei- bis mehrgliedrigen Endopoditen mit Kaulade am basalen Glied und einem Exopoditen in Form einer Fächerplatte. Der Exopodit erhält sich als schwingende Fächerplatte bei den meisten Mysideen (Euphausia, Thysanopus, Mysis) und in sehr reducirter Form auch bei manchen Decapoden.

e) Die hinteren Maxillen (Fig. 214).

Die hinteren Maxillen sind im Allgemeinen nach dem Typus der vorderen gebaut und dienen wie diese zum Kauen. Doch tragen sie den Charakter von Spaltfüssen häufig noch etwas mehr zur Schau als die vorderen. Bei den Malacostraken z. B. hat sich der Exopodit fast überall als schwingende Fächerplatte erhalten.

Entomostraca. Phyllopoda. Die hinteren Maxillen sind ebenso wie die vorderen auf einfache Kauladen reducirt. Bei den Cladoceren sind sie sogar nur noch im Embryo nachweisbar.

Die hinteren Maxillen zeigen bei den Ostracoden (F, I) ein recht verschiedenartiges Verhalten. Bald fungiren sie fast ausschliesslich als Kauorgane, bald sind sie daneben noch Locomotionsorgane, bald sind sie letzteres ausschliesslich. Im ersten Falle ist die Kaulade wohl entwickelt, der Endo-



Fig. 214. **Zweite oder hintere Maxille verschiedener Krebse.** ***A*** **Lernaea branchialis** ♂ (nach CLAUS). *ms* Mundsaum, *md* Mandibel, m_1 vordere Maxille, *cl* Chitinleiste, m_2a, m_2b vorderer und hinterer Maxillarfuss. ***B*** **Penaeidenlarve (Acetes?)** (nach CLAUS). ***C*** **Eucopia australis** (nach G. O. SARS). ***D*** **Paranebalia longipes** (nach G. O. SARS). ***E*** **Astacus fluviatilis** (nach HUXLEY). ***F*** **Cypridina messinensis** (nach CLAUS). ***G*** **Cirolana spinipes** (nach SCHIOEDTE). ***H*** **Cyclops coronatus.** m_2a innerer, m_2b äusserer Maxillarfuss (Endo- und Exopodit der 2. Maxille). ***I*** **Limnocythere incisa**, Vorderbein (nach DAHL). ***K*** **Lysianassa umbo** (nach GOES). ***L*** **Lysiosquilla maculata** (nach BROOKS). *I* proximales, *II* distales Glied des Protopoditen, *ki* lacinia interna, *ke* lacinia externa, *a*, *b* Spalttheile derselben, *en* Endopodit (Palpus, Taster), *ex* Exopodit (Fächerplatte). Bei ***G***: k_1 Lacinia interna, k_2, k_3 gespaltene Lacinia externa, *k* Kaulade (Lacinia). In ***L***: 1 und 2 Glieder des Endopoditen.

podit (Taster) klein, 2-gliedrig, der Exopodit (Fächerplatte) entweder rudimentär (Cypris) oder sehr stark entwickelt (Cypridina). Im zweiten Falle wird der Endopodit länger, mehrgliedrig. Im 3. Falle ist die Maxille beinartig gestaltet und die Fächerplatte ist in Wegfall gekommen. Sehr interessant ist das Verhalten der hinteren Maxillen bei den Copepoden (A, H). Endopodit und Exopodit haben sich hier als meist gegliederte Anhänge

erhalten. Anstatt dass sie aber einem Protopoditen aufsitzen, inseriren sie direkt am Körperstamme, so dass man versucht sein könnte, sie als besondere Gliedmaassen zu betrachten. Man hat sie auch als vordere und hintere Maxillarfüsse bezeichnet. Bei den parasitischen Copepoden dienen sie als Klammerorgane, indem sie mit Klammerhacken enden. Bei den Arguliden (Fig. 196, pag. 295) ist jeder der beiden vorderen Kieferfüsse zu einer grossen Haftscheibe umgewandelt. Die hinteren Maxillen der Cirripedien sind klein, stark verkümmert und mit einander zu einer Art Unterlippe verschmolzen. Sie fehlen bei den Rhizocephalen.

Leptostraca (D). Die 2. Maxillen von Nebalia sind Spaltfüsse mit Protopodit, Endopodit und Exopodit. Der Protopodit trägt 3 lappenförmige Kauladen. Der Endopodit ist 2-gliedrig. Der Exopodit ist ungegliedert, schmal und bildet einen Uebergang von einem gegliederten Aste zu einer breiten und flachen Fächerplatte.

Malacostraca (B, E, G, K, L). Mehr als die vorderen Maxillen stellen sich die hinteren Maxillen als umgewandelte Spaltfüsse dar, indem sich neben dem Proto- und Endopoditen meist noch der Exopodit als sogenannte Fächerplatte erhalten hat (mit Ausnahme der Arthrostraca). Der Protopodit trägt gewöhnlich 2 Kauladen (laciniae), eine am proximalen und eine am distalen Glied. Bisweilen ist die untere, häufig sind beide Kauladen zweigetheilt. Arthrostraca. Hier sind die hinteren Maxillen sehr vereinfacht, am meisten bei den Amphipoden (K), wo Exo- und Endopodit fehlen und beide Kauladen des Protopoditen einfach sind. Bei den Isopoden ist die Lacinia des distalen Protopoditgliedes gespalten, Exo- und Endopodit fehlen. Bei den Land-Isopoden und den parasitischen Formen ist auch der Protopodit mit den Kauladen mehr oder weniger stark zurückgebildet. Thoracostraca. Bei den Schizopoden (C) zeigen die hinteren Maxillen das oben als für die Malacostraca im allgemeinen charakteristisch beschriebene Verhalten. Beide Kauladen sind gespalten (Thysanopus, Euphausia) oder die proximale bleibt ungespalten (Mysis, Lophogaster, Siriella Eucopia). Bei den Cumaceen fehlt der Endopodit (Palpus) und der Exopodit ist klein. Bei den Stomatopoden fehlt ein Exopodit, dagegen entwickeln sich fächerartige Lappen am 2-gliedrigen Endopoditen. Die proximale Kaulade ist ungespalten, die distale zweigetheilt. Bei den Decapoden (B, E) ist sowohl die proximale als die distale Kaulade zweigetheilt, der Endopodit (Palpus oder Taster) klein, ungegliedert (nur bei Larven zwei- oder mehrgliedrig), der Exopodit in Form einer Fächerplatte wohl entwickelt, mit einem nach hinten gerichteten halbmondförmigen Fortsatz, welcher die Wasserströmung im Kiemenraum regulirt.

f) Die Paragnathen.

Beiläufig mögen hier eigenthümliche Vorsprünge erwähnt werden, welche sich bei den Thoracostraken und einigen Entomostraken (Ostracoden und Copepoden) in der Region zwischen Mandibeln und Maxillen selbständig auf dem ventralen Integumente des Kopfes erheben und als Paragnathen bezeichnet werden. Sie können nicht als besondere reducirte Gliedmaassen betrachtet werden, da sie nie von einem besonderen Ganglion innervirt werden. Vielleicht stellen sie die selbständig gewordenen proximalen Kauladen der vorderen Maxillen dar. Bei

Apseudes (einer Scheerenassel aus der Ordnung der Anisopoden) grenzt sich von ihnen ein ladenähnliches Stück ab.

II. Die Gliedmaassen des Rumpfes.

Die Gliedmaassen des Rumpfes sind auf Spaltfüsse zurückzuführen. Die Zahl der Rumpfgliedmaassen ist bei den Entomostraken wechselnd, bei den Malacostraken constant. Bei letzteren unterscheiden wir entsprechend der Gliederung des Rumpfes constant 8 Paar Brustfüsse und 6 Paar Abdominalfüsse oder Pleopoden.

Es liegt der Annahme nichts im Wege, dass die Rumpfgliedmaassen der Entomostraken „ihrer Reihenfolge nach" den Rumpfgliedmaassen der Malacostraken entsprechen.

a) Entomostraca (Fig. 216).

Phyllopoden. Die Branchiopoden und Cladoceren müssen gesondert besprochen werden. **Branchiopoda** (Fig. 215, Fig. 216 C). Die zahlreichen (10—36) Extremitätenpaare des Rumpfes sind ziemlich gleichartig gestaltet. Eine wechselnde Anzahl hinterer Rumpfsegmente (Abdomen) ist gliedmaassenlos. Sämmtliche Rumpfgliedmaassen sind blattförmige Schwimmfüsse mit Kiemenanhängen. Sie dienen auch zum Herbeistrudeln der Nahrung. Ihr Bau ist im Wesentlichen folgender. Ein ungegliederter oder undeutlich gegliederter Stammtheil trägt auf der (der Medianebene des

Fig. 215.

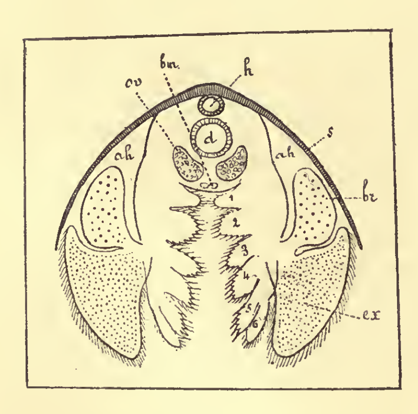


Fig. 215. **Apus**, Querschnitt in der Gegend des 7. oder 8. Fusspaares. *h* Herz, *d* Darm, *ov* Ovarien, *bm* Bauchmark, *ah* Athemhöhle zwischen Schale *s* und Körperstamm, 1—6 Enditen, *br* Kieme, *ex* Athemplatte (nach PACKARD).

Fig. 216.

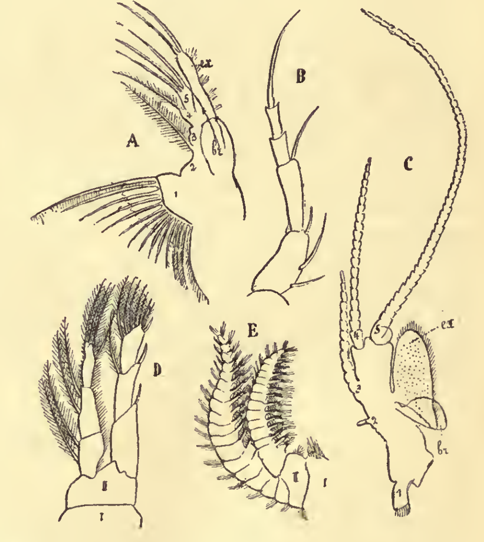


Fig. 216. **Rumpffüsse von Entomostraken.** *A* **Daphnia similis**, ♀ 2. Bein (nach CLAUS). *B* **Limnocythere incisa**, letztes (3.) Bein, d. h. 2. Rumpfbein (nach DAHL). *C* **Apus longicaudatus** ♂, 1. Fuss (nach PACKARD). *D* **Notodelphyden. Doropygus porcicauda** ♀, Schwimmfuss des 4. Paares (nach BRADY). *E* **Balanus perforatus**, 2. Cirrus (nach DARWIN). 1, 2, 3, 4, 5 Enditen, *ex* Athemplatte resp. Exopodit, *br* Kieme, *I* und *II* Glieder des Protopoditen.

Körpers zugekehrten) Innenseite 6 Anhänge oder Lappen (Enditen), auf der Aussenseite eine flache Athemplatte und einen beutel- oder sackförmigen Kiemenanhang (Epipodit). Es ist zur Zeit noch nicht möglich, alle diese Theile ohne Zwang auf die typischen Bestandtheile eines Spaltfusses zurückzuführen. Ziemlich allgemein hält man die Athemplatte für einen Exopoditen. Bei den Limnadiadae (Limnetis, Estheria, Limnadia) finden sich 10 bis 27 Paare von Schwimmfüssen. Die Athemplatte ist zweigetheilt. Die Apodiden (Apus) besitzen gewöhnlich 36 Paar Schwimmfüsse. Die Enditen sind gegliedert, werden als Geisselanhänge bezeichnet; am 1. Schwimmfusspaar sind sie sehr lang, besonders der 5. Das 11. Fusspaar trägt eine zur Aufnahme der Eier dienende Brutkapsel, welche durch einen schalenförmig vertieften Theil des Stammes und die auf ihm liegende schalenförmige Athemplatte gebildet wird. Von den hinter dem 11. Rumpfsegmente liegenden fusstragenden Segmenten trägt jedes mehrere (bis 6) Schwimmfusspaare, ein Verhalten, das noch nicht hinreichend aufgeklärt ist. Die Branchipoden (Branchipus) besitzen gewöhnlich 11 Paar Schwimmfüsse.

Die Cladoceren (Fig. 216 A) sind gegenüber den Branchiopoden durch die geringe Anzahl (4—6) Rumpfgliedmaassen ausgezeichnet. Was die specielle Gestaltung dieser Rumpffüsse anbetrifft, so erinnern sie bei einigen Gattungen noch an die Schwimmfüsse der Branchiopoden und tragen Kiemenanhänge, so vornehmlich bei Sida und dann bei Daphnia. Doch können die vordersten Rumpffüsse schlanker, beinartiger, und schliesslich unter Rückbildung des Kiemenanhangs und der Athemplatten zu gestreckten Greiffüssen werden (Polyphemien, Leptodordiden).

Ostracoda. Die Reduction in der Zahl der Rumpfgliedmaassen geht hier noch weiter als bei den Cladoceren. Wir finden nur zwei Paar Rumpffüsse. Sie sind (Fig. 216 B) gestreckte, vielgliedrige Beine ohne Kiemenanhänge und ohne Exopoditen. Das vordere Paar dient als Kriech- oder Klammerfuss, das hintere als Putzfuss. Letzteres inserirt sich bei Cypridina ganz dorsalwärts am Rumpfe und stellt hier einen langen, vielgliedrigen Anhang dar (vergl. Fig. 194, pag. 293). Die Funktionen der Locomotion werden z. Th. durch Gliedmaassen des Kopfes übernommen.

Copepoda (Fig. 195 u. 196, pag. 294 u. 295; Fig. 216 D). Die Rumpffüsse sind auf den vorderen Theil des Rumpfes beschränkt, den man als Thorax dem fusslosen Abdomen gegenüberstellt. Sie finden sich zu 4 oder 5 Paaren. Das vorderste Paar inserirt sich an dem mit dem Kopfe verschmolzenen ersten Brustsegment und ist meist etwas anders gestaltet als die übrigen Paare. Die Brustfüsse vermitteln als Ruderbeine die Schwimmbewegung der Copepoden. Sie tragen, im Gegensatz zu den Phyllopoden, in sehr schöner, typischer Weise den Charakter von Spaltfüssen zur Schau, indem sie aus einem zweigliedrigen Protopoditen, einem Exo- und einem Endopoditen bestehen. Exo- und Endopodit sind gewöhnlich dreigliedrig (bei den Arguliden gestreckt und vielgliedrig) und stellen platte Ruder dar. Die Anpassung an die parasitische Lebensweise führt bei den schmarotzenden Copepoden zur Verkümmerung und bisweilen zum Schwunde der Brustfüsse. So fehlen z. B. bei den Chondracanthinen das 3., 4. und 5. Brustfusspaar und bei den Lernaeopodiden sind alle Brustfüsse verschwunden.

Cirripedia (Fig. 216 E). Die Rumpfextremitäten dieser Krebse sind Spaltfüsse, deren Exo- und Endopoditen lang und vielgliedrig sind. Man bezeichnet sie als Rankenfüsse. Sie werden abwechselnd aus dem Schalen-

oder Mantelspalt vorgestreckt und zurückgezogen und dienen als Organe zum Einholen von Nahrungspartikelchen und wohl zugleich auch als Athmungsorgane. 6 Paar Rankenfüsse finden wir bei den Lepadiden und Balaniden, 3 oder 4 Paare bei den Abdominalia. Bei den Proteolepadiden und Rhizocephalen kommen die Rankenfüsse ganz in Wegfall.

b) Leptostraca.

Nebalia stellt in der Morphologie der Rumpfgliedmaassen in mancher Beziehung eine Zwischenform zwischen Entomostraken und Thoracostraken dar. Entsprechend der Sonderung des Rumpfes in einen achtgliedrigen Thorax (welcher genau der Brust der Malacostraken entspricht) und ein achtgliedriges Abdomen (Pleon), können wir Brustfüsse und Abdominalfüsse (Pleopoden) unterscheiden. Die 8 Paar Brustfüsse sind, wie bei den meisten Entomostraken, gleichartig. Es ind (Fig. 217) lamellöse Gliedmaassen, die sehr an die blattförmigen Rumpffüsse der Phyllopoden erinnern, aber auch als Ausgangsform für die Brustfüsse der Malacostraken von grosser Bedeutung sind. Jeder Brustfuss von Nebalia besteht aus den für einen Spaltfuss charakteristischen drei Abschnitten, einem zweigliedrigen Protopoditen, einem Exopoditen und einem Endopoditen. Das proximale Glied (Basalglied) des Protopoditen trägt eine zweizipflige Kiemenlamelle (Epipodit), welche wahrscheinlich dem Kiemenanhang der Rumpffüsse der Phyllopoden entspricht. Am distalen Glied inserirt sich einerseits der fünfgliedrige Endopodit, welcher die directe Verlängerung des Protopoditen darstellt, und anderseits der ungegliederte Exopodit in Form einer Kiemenlamelle, die wahrscheinlich der Athemplatte an den Rumpffüssen der Phyllopoden homolog ist.

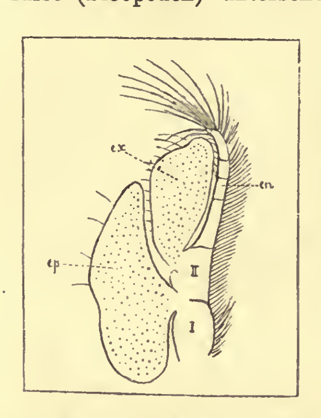


Fig. 217. Nebalia, blattförmiger Brustfuss (nach CLAUS). *I*, *II* Glieder des Protopoditen, *en* Endopodit, *ex* Exopodit, *ep* Epipodit.

Am Abdomen (Pleon) tragen nur die 6 vorderen Segmente Gliedmaassen. Diese 6 Gliedmaassenpaare dürften den 6 Pleopodpaaren der Malacostraken entsprechen. Die 4 vorderen Paare (Fig. 226 D) dienen zum Schwimmen, es sind typische Spaltfüsse (mit Proto-, Exo- und Endopodit) welche einige Aehnlichkeit mit den Schwimmfüssen der Copepoden haben. Ein Epipodit fehlt. Die 2 letzten Pleopodpaare (Fig. 226 E) sind kurze einästige, ein- oder zweigliedrige Anhänge.

c) Malacostraca.

Entsprechend der Sonderung des Rumpfes in eine 8-gliedrige Brust und in ein 7-gliedriges Abdomen (Pleon) zerfallen die Rumpffüsse in Brustfüsse und in Abdominalfüsse (Pleopoden). Wir treffen 8 Brustfusspaare und 6 Paar Pleopoden, indem das letzte Abdominalsegment constant gliedmaassenlos ist. Es empfiehlt sich, die Extremitäten der Brust und des Abdomens gesondert zu behandeln.

Die Brustfüsse.

Wie eine verschiedene Anzahl von vorderen Brustsegmenten mit dem Kopfe verschmelzen kann, so tritt häufig eine wechselnde Anzahl von vorderen Brustfüssen als Hilfsorgane der Nahrungsaufnahme

(Kieferfüsse) in nähere Beziehung zum Kopfe, speciell zum Munde. Als Ausgangsform für die Brustfüsse der Malacostraca kann der oben beschriebene Brustfuss von Nebalia gelten.

Bei einem completen Malacostraken-Brustfuss trägt das proximale Glied des Protopoditen einen Epipoditen, während sich am distalen Glied der Exopodit und der 5-gliedrige Endopodit ansetzt. Sehr häufig kommt es zum Schwunde sowohl des Exopoditen als des Epipoditen,

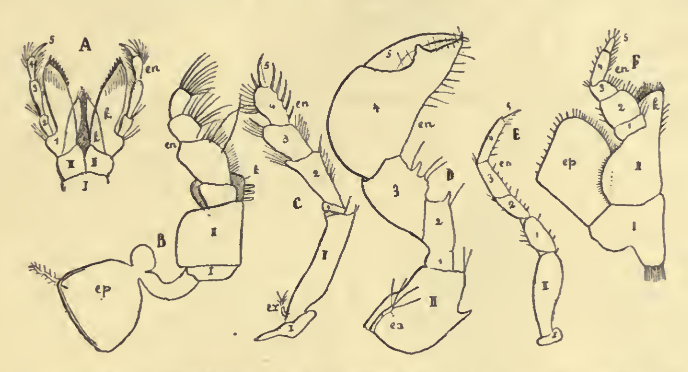


Fig. 218. **Brustgliedmaassen von Arthrostraken.** *A* 1. Brustfusspaar (Kieferfüsse) von **Amphithoë penicillata** Costa. *B—D* **Apseudes.** *B* 1. rechter Brustfuss; *C* 3. Brustfuss; *D* 2. Brustfuss (nach Boas). *E* und *F* **Asellus.** *E* 3. Brustfuss (nach Boas); *F* 1. Brustfuss (nach Boas). *I*, *II* Glieder des Protopoditen, 1—5 Glieder des Endopoditen, *k*, k_1 Kauladen, *ep* Epipodit, *ex* Exopodit, *en* Endopodit.

und dann stellt der Brustfuss ein ungespaltenes, aus einer Reihe von 7 Gliedern bestehendes Bein dar. Bisweilen verschmilzt das proximale Glied mit dem Skelet der Brust, so dass dann am Protopoditen nur ein (das distale) Glied zu erkennen ist.

Arthrostraca (Fig. 218). Hier, wo das vorderste Brustsegment mit dem Kopfe verschmolzen ist, hat sich das vorderste Brustfusspaar als Kieferfusspaar zu den Mundgliedmaassen hinzugesellt. Im Allgemeinen ist das Fehlen des Exopoditen für die Brustfüsse der Arthrostraken die Regel. Häufig verschmilzt das proximale Glied des Protopoditen mit dem Brustskelete. Am Basalglied einiger Brustfüsse findet sich bei dem Weibchen ein lamellöser Anhang, die Brutplatte oder Brutlamelle. Die Brutplatten bedecken auf der Bauchseite der Brust einen Raum, die Bruttasche, in welchen die Eier gelangen und in dem sie sich entwickeln (Fig. 219).

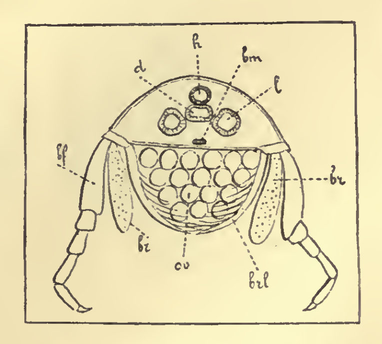


Fig. 219. **Corophium longicorne,** Amphipode. Querschnitt durch den Thorax (nach Delage). *d* Darm, *h* Herz, *bm* Bauchmark, *l* Leber, *br* Kieme, *brl* Brutlamelle, *ov* Eier im Brutraum, *bf* Brustfüsse.

Der erste Brustfuss (Kieferfuss) ist dadurch charakterisirt, dass das Distalglied des Protopoditen und bei den Amphipoden ausserdem noch das proximale Glied des Endopoditen eine Kauplatte (Lacinia) trägt.

Die Amphipoden sind dadurch ausgezeichnet, dass die mittleren und

hinteren Brustfüsse am Basalgliede ihres Protopoditen schlauchförmige Kiemen (Epipoditen) tragen (Fig. 219), die aber auch beim Verschmelzen des Basalgliedes mit dem Rumpfskelet direct an dem letzteren inseriren können. Sie sind nicht, wie dies sonst für die Epipodialanhänge charakteristisch ist, nach aussen gerichtet, sondern sie entspringen von der Innenseite des Basalgliedes. Die Kiemen sind bei den Caprelliden (Fig. 199, pag. 300) gewöhnlich auf das 4. und 5. Brustfusspaar beschränkt, und es sind diese Brustfüsse dann bis auf das proximale Glied des Protopoditen verkümmert. Bei den *Isopoden* fehlen Kiemen an den Brustfüssen mit Ausnahme der Kieferfüsse, an denen ein Epipodialanhang in Form einer derben Platte sich erhalten hat (Fig. 218 F). In mancher Beziehung abweichend von den übrigen Isopoden verhalten sich die *Anisopoden* (Fig. 218 B—D), speciell die Gattung Apseudes. Der vordere Brustfuss (Kieferfuss) (B) besitzt einen grossen Epipodialanhang, welcher durch seine Schwingungen einen beständigen Wasserwechsel in der durch die Schalenduplicatur gebildete Athemhöhle verursacht. *Am 2. und 3. Brustfuss (C, D) von Apseudes sind noch rudimentäre Exopoditen vorhanden*, was für die Zurückführung der Brustfüsse der Arthrostraken auf Spaltfüsse sehr wichtig ist. Die Brustfüsse des zweiten Paares sind zu kräftigen Scheerenfüssen umgewandelt, und zwar in der gewöhnlichen Weise, indem das letzte (5.) Glied des Endopoditen gegen einen distalen Fortsatz des vorletzten (4.) Gliedes bewegt werden kann.

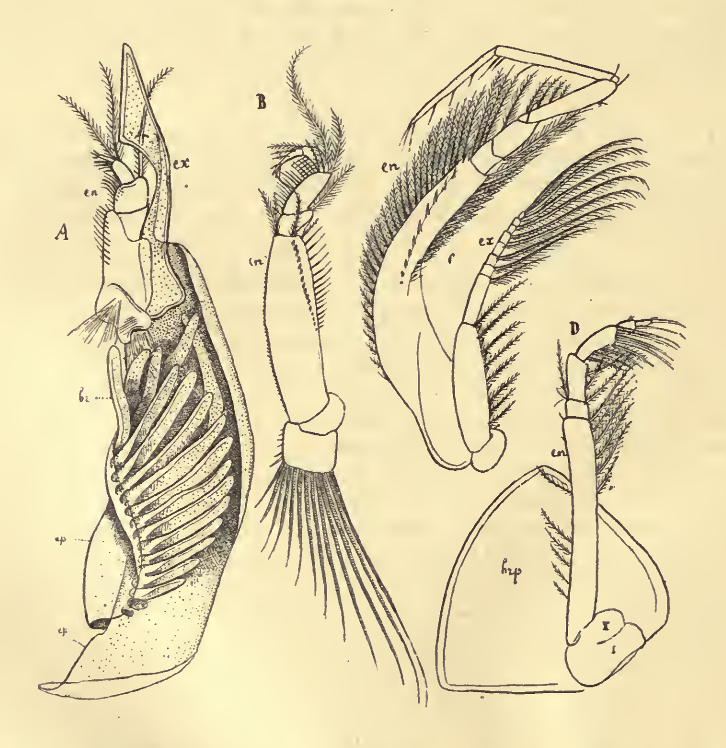


Fig. 220. **Brustfüsse von Diastylis stygia** ♀ (nach G. O. Sars). *A* 1., *B* 2., *C* 4., *D* 6. Brustfuss. *ep* Epipodialplatte, *br* Kieme an derselben, *en* Endopodit, *ex* Exopodit, bei *A* eine harte Lamelle, *brp* Brutplatte.

Thoracostraca. Cumaceen (Fig. 200, 220.) Der vorderste Brustfuss ist zu einem Kieferfuss geworden. Die übrigen Brustfüsse sind gestreckt. Brutplatten kommen am Basalglied des 2. bis 6. Rumpffusspaares des Weibchens vor. Der Exopodit fehlt am 1. (?), 2. und 8. Rumpffuss, beim Weibchen meist auch am 6. und 7, an den übrigen Füssen ist er als Schwimmast vorhanden. Der Endopodit ist fünfgliedrig. Ein Epipodialanhang ist nur am 1. Brustfuss (Kieferfuss), hier aber mächtig entwickelt. Er ist mit zahlreichen Kiemenschläuchen besetzt. Das distale Glied des Protopoditen des Kieferfusses trägt eine Kaulade.

Stomatopoden (Fig. 201, 221.) Die 5 vorderen Paare von Brustfüssen sind von den 3 hinteren sehr abweichend gestaltet. Letztere entspringen von den drei hinteren freien, vom Kopfbrustschild nicht bedeckten Brustsegmenten. Den 5 vorderen Paaren, die in die Nähe des Mundes gerückt sind, fehlt der Exopodit im erwachsenen Zustande, ist jedoch auf Larvenstadien (Fig. 221) nachweisbar. Sie besitzen alle einen scheibenförmigen Epipodialanhang, der zur Athmung dient. Endopodit und Protopodit sind zusammen nur fünfgliedrig. Die Brustfüsse der 5 vorderen Paare sind mit Greifhänden ausgerüstet. Eine solche Greifhand kommt dadurch zu Stande, dass das letzte Glied des Fusses wie die Schneide eines Messers gegen das vorletzte Glied (den Griff des Messers) bewegt werden kann. Besonders mächtig ist die Greifhand am 2. kräftigen Brustfusspaar (Raubfuss) entwickelt. — Die 3 letzten Rumpffusspaare dienen als Gehfüsse. Es sind Spaltfüsse mit etwas verkümmerten Endopoditen; der Exopodit bildet hier nämlich die beinartige Verlängerung des Protopoditen. Epipodialanhänge fehlen.

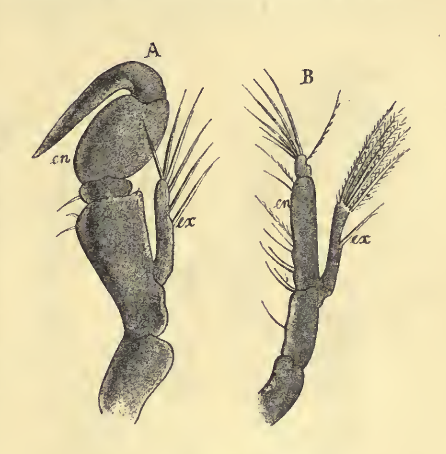


Fig. 221. Brustfüsse einer Squillalarve (nach CLAUS). *A* 2. Maxillarfuss. *B* Einer der darauffolgenden drei Brustfüsse. *en* Endopodit, *ex* Exopodit.

Schizopoden. Die Brustfüsse zeigen hier sehr interessante Verhältnisse, welche sich einerseits an diejenigen der Leptostraken anschliessen, andererseits zu denjenigen der Decapoden hinüberführen. Sämmtliche 8 Brustfusspaare sind noch ziemlich gleichartig gestaltet und stellen Spaltfüsse dar. Es empfiehlt sich, zunächst die Euphausiden, dann die Lophogastriden und zuletzt die Mysideen zu behandeln.

Euphausidae (Fig. 222 F—1). Die Brustfüsse bestehen aus dem zweigliedrigen Protopoditen, dem fünfgliedrigen Endopoditen und dem Exopoditen, der aus einem eingliedrigen Schaft und einer oft geringelten Geissel zusammengesetzt ist. Alle 8 Brustfusspaare besitzen am Basalglied des Protopoditen einen Epipodialanhang, der am 1. Brustfusspaar einfach schlauchförmig, an den übrigen mehr oder weniger complicirt verästelt ist und ein Kieme darstellt. Die beiden vorderen Brustfusspaare sind von den nachfolgenden, wenn auch wenig, verschieden, indem das proximale Glied ihres Protopoditen einen ladenartigen Fortsatz besitzt. Darin giebt sich der Beginn der Umwand-

lung dieser Brustfüsse zu Kieferfüssen kund. Bei Euphausia fehlt der Endopodit an den beiden letzten, bei Thysanopus am letzten Brustfusspaar.

Lophogastridae (Fig. 222 A u. B). Hier ist der erste Brustfuss schon zu einem Kieferfuss geworden, und auch der zweite nähert sich der Form eines Kieferfusses. Am ersten Brustfusspaar ist der Epipodialanhang eine breite schwingende Platte. An den übrigen Brustfüssen finden wir beim Weibchen Brutlamellen am Basalglied des Protopoditen. Nahe diesem Basalglied, aber von dem Integument der Brust selbst, entspringen Kiemen, welche wohl den Epipodialkiemen der Euphausiden entsprechen und als von dem proximalen Glied des Protopoditen wegverlagerte Anhänge gedeutet werden können.

Mysideen (Fig. 202, 222 C—E). Die beiden vorderen Brustfusspaare sind Kieferfüsse mit Kauladen. Der erste Kieferfuss trägt eine schwingende Epipodialplatte. Die übrigen Brustfüsse können entweder alle oder theilweise beim Weibchen Brutlamellen tragen (Fig. 223). Kiemenanhänge fehlen an den Brustgliedmaassen der Mysideen.

Decapoden (Fig. 224, 225, 203, 204). Hier sind die drei vorderen Brustfusspaare zu Kieferfüssen umgewandelt, welche nicht mehr zur Locomotion dienen, sondern im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen. Der Exopodit ist an ihnen wohl entwickelt, geisselförmig, der Epipodit in Form einer gestreckten Lamelle im Kiemenraum gelegen. Bei den Brachiuren ist er peitschenförmig, einem Putzfuss ähnlich. Die vorderen Kieferfüsse besitzen wohl entwickelte Kauladen. Im Gegensatz zu den Kieferfüssen werden die 5 hinteren Brustfusspaare als Gehfüsse bezeichnet. Ihnen verdanken die Decapoden ihren Namen. Sie sind



Fig. 222. **Brustfüsse von Schizopoden** (nach G. O. Sars). *A* und *B* **Lophogaster typicus**. *A* 1. Brustfuss (Kieferfuss); *B* 2. Brustfuss des ♀ mit Brutlamelle. *C—E* **Mysis flexuosa**. *C* 1. Brustfuss (Kieferfuss); *D* 2. Brustfuss (Kieferfuss); *E* 3. Brustfuss. *F—I* **Thysanoessa gregaria**. *F* 1., *G* 5., *H* 7., *I* 8. Brustfuss. *I, II* Glieder des Protopoditen, 1—5 des Endopoditen, *en* Endopodit, *ex* Exopodit, *br* Kiemen, *ep* Epipodit, (Platte), *brl* Brutlamelle, *k* Kaulade.

durch das Fehlen des Exopoditen ausgezeichnet, so dass die aus dem Protopoditen und Endopoditen bestehende Gliedmaasse ein einheitliches, siebengliedriges Bein darstellt. Doch können die Exopoditen auf Larvenstadien

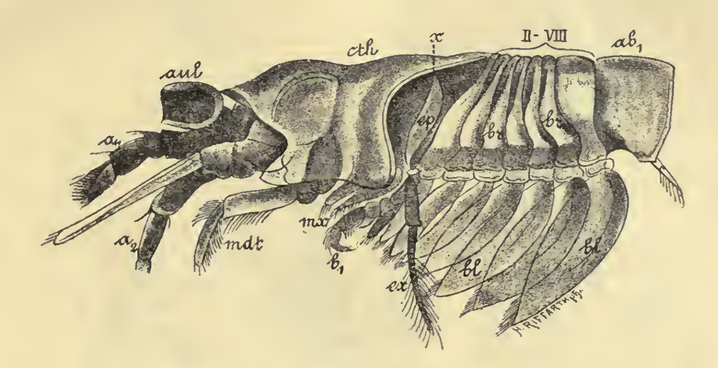


Fig. 223. **Boreomysis scyphops** ♀ (nach G. O. Sars). Die freien Theile des Kopfbrustschildes bei x abgeschnitten, um die darunter liegenden freien Brustsegmente *II—VIII* mit den Kiemenfalten *br* zu zeigen. *aul* Becherförmiger Augenlappen ohne Auge (ohne Pigment und Sehapparat), a_1, a_2 vordere und hintere Antenne, *mdt* Mandibulartaster, *mx* Maxillen, b_1 1. Brustfuss mit Exopodit *ex* und Epipodit *ep*, letzterer in der abgedeckten Kiemenhöhle, *bl* Brutlamellen des 2.—8. abgeschnittenen Brustfusses, ab_1 1. Abdominalsegment, *cth* Cephalothorax.

(Fig. 224) vorhanden sein und sich in einzelnen Fällen als Rudimente auch am erwachsenen Thiere erhalten. Das Basalglied der Gehfüsse trägt Kiemen, welche in die Athemhöhle emporragen. Doch sollen die Decapodenkiemen in einem besonderen Abschnitt besprochen werden. Vornehmlich die vorderen Gehfusspaare sind oft Scheerenfüsse; das erste ist meist besonders stark entwickelt. (Beim Flusskrebs sind die 3 vorderen Gehfusspaare mit Scheeren versehen; der vorderste Gehfuss stellt den bekannten grossen Scheerenfuss dar.)

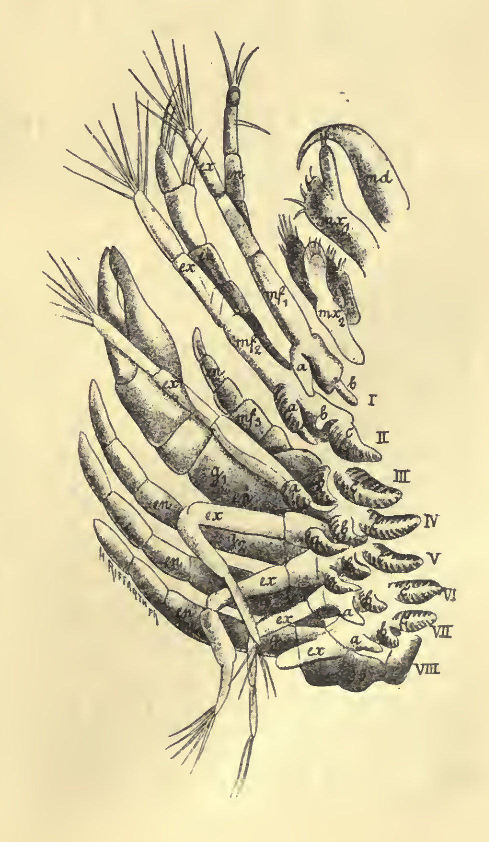


Fig. 224. **Aeltere Larve von Calliaxis im vorgeschrittenen Mysisstadium. Kiemen und Extremitäten der Kopfbrustregion** (nach Claus). *md* Mandibel, mx_1 vordere, mx_2 hintere Maxillen, *I—VIII* Brustfüsse, und zwar mf_1 1. Kieferfuss, mf_2 2. Kieferfuss, mf_3 3. Kieferfuss, g_1—g_5 Gehfüsse, *ex* Exopodit, *en* Endopodit, *a* Epipodit, z. Th. mit Podobranchien, *b* Arthrobranchien, *c* Pleurobranchien.

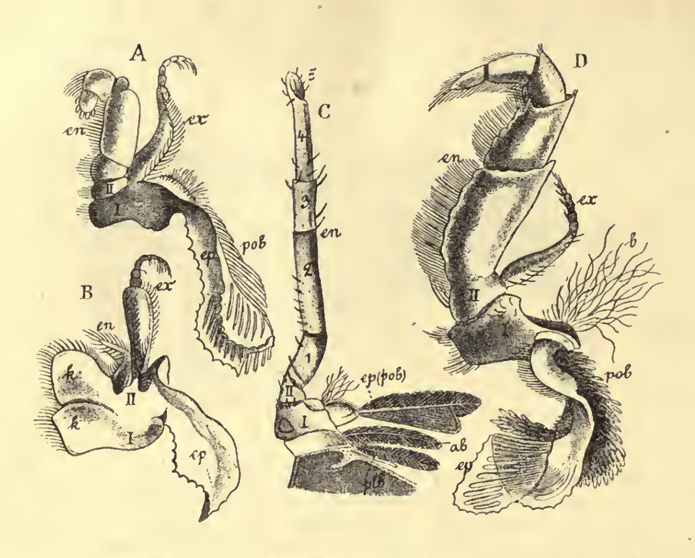


Fig. 225. **Brustbeine von Astacus fluviatilis** (nach HUXLEY). *A* 2. Brustfuss (2. Kieferfuss). *B* 1. Brustfuss (1. Kieferfuss). *C* Querschnitt durch den ventralen Seitenrand des Thorax mit Gangfuss und Kiemen. *D* 3. Brustfuss (3. Kieferfuss). *I*, *II* Glieder des Protopoditen, 1—5 des Endopoditen *en*, *ex* Exopodit, *ep* Epipodit, *pob* Podobranchie, *ab* Arthrobranchie, *plb* Pleurobranchie, *k* Kauladen.

Die Abdominalfüsse (Pleopoden) (Fig. 226).

Von den 7 Segmenten des Abdomens tragen typisch die 6 vorderen Extremitäten, während das letzte Segment, als Telson bezeichnet, immer gliedmaassenlos ist.

Arthrostraca. Amphipoda. Wenn wir von der aberranten Gruppe der Caprelliden zunächst absehen, so sind bei den Amphipoden die Pleopoden als typische Spaltfüsse wohl entwickelt. Die 3 vorderen Pleopodpaare sind nach vorn gerichtete, kräftige Schwimmfüsse mit vielgliedrigem Exo- und Endopoditen. Die 3 kleineren hinteren Pleopodpaare (G) sind nach hinten gerichtet, meist ebenfalls zweiästig, griffelförmig und dienen häufig als Springfüsse. Selten sind sie lamellös. Bei den Caprelliden, wo das Abdomen meist rudimentär ist, trägt dasselbe höchstens 3, wenigstens 2 stark rückgebildete Gliedmaassen, die im männlichen Geschlecht (als Begattungsfüsse) besser entwickelt sind als beim Weibchen. Isopoda. Die Pleopoden der Isopoden sind Spaltfüsse, deren Endo- und Exopoditen ungegliederte, flache und meist zarthäutige Lamellen darstellen, die als Kiemenblätter zur Athmung dienen. Das letzte (6.) Pleopodpaar bildet entweder, bei den marinen schwimmenden Isopoden, zusammen mit dem letzten Abdominalsegment eine Ruderflosse (F), oder ist, wie bei den Süsswasser- und Landasseln, griffelförmig. Bei den parasitischen Bopyriden und Cryptonisciden sind die Pleopoden verkümmert oder fehlen ganz. Bei den landbewohnenden Onisciden enthalten die Aussenlamellen der vorderen Pleopoden Luftkammern. Bei den Anisopoden sind die Pleopoden zweiästige Schwimmfüsse, die nicht zur Athmung dienen.

Thoracostraca. Stomatopoda. An dem kräftigen Abdomen finden sich die 6 typischen, zweiästigen Pleopodpaare wohl entwickelt. Die vorderen 5 Paare sind Schwimmfüsse, deren äussere Lamellen je eine verästelte Kieme tragen. Das 6. Pleopodpaar bildet mit dem Telson (7. Abdominalsegment) eine kräftige Schwanzflosse.

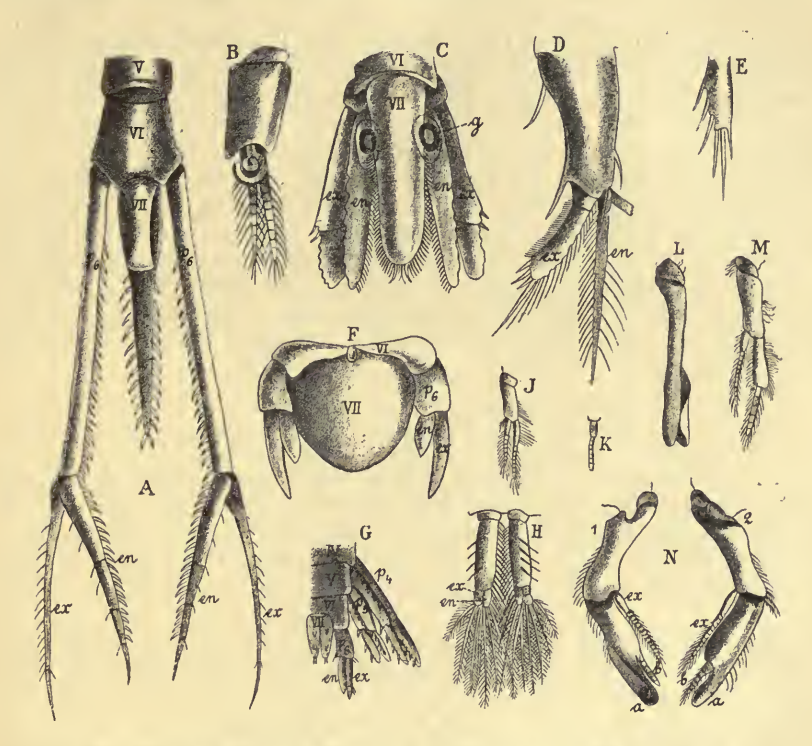


Fig. 226. **Pleopoden (Abdominalfüsse) von Leptostraken und Malacostraken.** *A* Ende des Abdomens von **Diastylis stygia** (nach G. O. SARS). *V*, *VI*, *VII* Abdominalsegmente, *VII* Telson, p_6 Pleopodpaar des 6. Segmentes, *en* Endopodit, *ex* Exopodit. *B* 2. Pleopod mit Kieme, Exo- und Endopodit von **Siriella Thompsonii** (nach G. O. SARS). *C* Ende des Abomens (Schwanzflosse) von **Siriella gracilis** (nach G. O. SARS). *VI* 6. Abdominalsegment, *VII* 7. Abdominalsegment (Telson), *en*, *ex* Endo- und Exopodit des 6. Pleopodpaares, welches zusammen mit dem Telson die Schwanzflosse bildet, *g* Gehörorgan. *D* Ein vorderes Pleopod von **Nebalia** (nach CLAUS). *ex* Exopodit, *en* Endopodit. *E* **Nebalia,** 6. Pleopod des ♀ (nach CLAUS). *F* **Anilocra** (Isopode), Schwanzflosse. *VI* 6. Abdominalsegment, *VII* Telson, p_6 6. Pleopod mit Exopodit *ex* und Endopodit *en*. (Nach DELAGE.) *G* **Lysianassa producta** (Amphipode). Ende des Abdomens mit dem 4., 5. und 6. Pleopod p_4, p_5, p_6, *IV*, *V*, *VI*, *VII* Abdominalsegmente, *en* Endo-, *ex* Exopodit (Nach GOËS.) *H* **Diastylis stygia,** 1. Pleopodpaar; *ex* Exo-, *en* Endopodit. (Nach G. O. SARS.) *I—N* **Astacus fluviatilis.** *I* 3. Pleopod des Männchens; *K* 1. Pleopod des Weibchens; *L* 1. Pleopod des Männchens; *M* 3. Pleopod des Weibchens; *N* 2. Pleopod des Männchens. 1 Vorderfläche, 2 Hinterfläche, *ex* Exopodit, *a* die eingerollte Platte des Endopoditen, *b* gegliedertes Ende des Endopoditen. (Nach HUXLEY.)

Cumacea. Das 6. Pleopodpaar (A, p_6) besteht aus zweiästigen Griffeln. Die Pleopoden der fünf vorderen Abdominalsegmente fehlen beim Weibchen, beim Männchen sind sie Schwimmfüsse (H) und entweder vollzählig, oder nur in 2 oder 3 Paaren vorhanden.

Schizopoden. Das 6. Pleopodpaar (C) bildet mit dem Telson eine Schwanzflosse. Wo ein Gehörorgan vorkommt, liegt es in der inneren Lamelle dieser Pleopoden. Die 5 vorderen Pleopodpaare sind wenigstens beim Männchen wohl entwickelte, zweiästige Schwimmfüsse. Die beiden vorderen Pleopodpaare dienen bei den Euphausiden zugleich als Copulationsorgane. Beim Männchen von Siriella tragen die Pleopoden Kiemen (B).

Decapoden (I—N). Die Ausbildung der Pleopoden steht in directem Verhältniss zu der Ausbildung des Abdomens selbst. Bei den langschwänzigen Decapoden (Macrura) finden sich meist 6 Paar gabelästige Pleopoden. Das 6. Paar bildet mit dem Telson eine kräftige Schwanzflosse. Die 5 vorderen Paare spielen bei der Locomotion keine nennenswerthe Rolle. Bei den Brachyuren sind die Pleopoden entsprechend der starken Reduction des Abdomens ebenfalls reducirt. Eine Schwanzflosse fehlt gewöhnlich. Beim Männchen finden sich nur die beiden vorderen, beim Weibchen 4 Pleopodpaare. Die Schwanzflosse ist bei den Anomuren meist reducirt, die Pleopoden stummelförmig, oft nur einseitig entwickelt. Die 2 vorderen Pleopodpaare dienen bei den Decapodenmännchen sehr allgemein als Begattungsorgane. Beim Weibchen tragen die Pleopoden häufig die Eier nach deren Ablage und Befruchtung.

C) Die Respirationsorgane. Kiemen.

Die Athmung geschieht bei den Krebsen immer durch die äussere Haut. Bei kleinen und zarthäutigen Krebsen (bei denen die über der Hypodermis liegende Cuticula dünn und zart ist) respirirt die gesammte Körperoberfläche. So vornehmlich bei Ostracoden, Copepoden, manchen Cladoceren und vielen Cirripedien, denen specifische Athmungsorgane fehlen.

Bei der grossen Mehrzahl der Krebse aber ist die Athmung an bestimmten Körpertheilen besonders lebhaft, wenn auch oft noch ausser diesen Theilen die ganze Haut oder ein grosser Theil derselben in geringerem Maasse respiratorisch wirksam sein kann.

Die Funktionen der Athmung werden bei den Krebsen wie anderswo erleichtert und gefördert durch verschiedenartige Einrichtungen und Verhältnisse. Unter diesen ist in erster Linie hervorzuheben die Vergrösserung der respirirenden Oberfläche, der äusseren Haut, in zweiter Linie die Zu- und Abfuhr von Blut zu und von den respirirenden Theilen. In 3. Linie sind zu erwähnen Einrichtungen, welche zu einem beständigen Wechsel des die respirirenden Theile badenden, lufthaltigen Wassers dienen, und in 4. Linie Einrichtungen, welche zum Schutze der nothwendig weichhäutig bleibenden Athmungsorgane bestimmt sind.

1. Eine Vergrösserung der respirirenden Oberfläche ist zunächst durch die so allgemein verbreitete, vom Kopf entspringende Hautduplicatur gegeben, welche in sehr verschiedener Form, als Mantel, als Rückenschild, als zweiklappige Schale, als Kopfbrustschild, auftritt. Wo diese Duplicatur weichhäutig bleibt, dient sie jedenfalls mit zur Athmung. Oft bleibt nur die innere Wand der Duplicatur weichhäutig, und wir sehen häufig Einrichtungen getroffen, welche zu dem Zwecke dienen, das in dem Raume zwischen der Duplicatur und dem Rumpfe (Athemraum) befindliche Wasser in Bewegung zu versetzen. Es sind bei Malacostraken (Zoëalarven, Tanaiden, Mysideen, Stomatopoden) Epipodialanhänge der Maxillen oder der vorderen Brustfüsse,

welche als schwingende Platten bei der Bewegung der sie tragenden Gliedmaassen einen Wasserstrom in dem von der Hautduplicatur bedeckten Athemraum, in dem sie liegen, verursachen. In ähnlicher Weise erzeugen bei Ostracoden die Bewegungen der Fächerplatten, der sogenannten Branchialanhänge, die am 4., 5. und 6. Gliedmaassenpaar vorkommen können, einen an der Körperoberfläche beständig vorbeiziehenden Wasserstrom. Bei den höheren Malacostraken, vornehmlich bei den Decapoden, verliert die sehr hart und dick werdende Hautduplicatur ihre respiratorische Bedeutung und wird als Kiemendeckel zu einer Schutzdecke der zarten Kiemen, die in dem von ihr bedeckten seitlichen Athemraume liegen.

2. Bei Balaniden kommen faltenartige Hervorragungen des Mantels in die Mantelhöhle vor, die in einem Paare vorhanden sind. Diese Falten können wieder zahlreiche Seitenfalten bilden, so dass die Manteloberfläche ausserordentlich vergrössert erscheint. Man hat diese Bildungen als Kiemen in Anspruch genommen.

3. Bei einigen Cyprididen (einer Familie der Ostracoden) trägt der Körper jederseits neben der dorsalen Mittellinie unter der Schale eine Reihe von Kiemenblättchen.

4. Die Funktion der Athmung wird bei der grossen Mehrzahl der Krebse von Gliedmaassen oder von Gliedmaassenanhängen übernommen. Es ist dies verständlich, weil die Bewegung der Gliedmaassen und der dadurch bedingte Wasserwechsel der Athmung äusserst förderlich ist.

Bei vielen Lepadiden unter den Cirripedien kommen an den Rankenfüssen cylindrische oder lanzettförmige Anhänge vor, die man mit zweifelhaftem Recht als Kiemen gedeutet hat. Sie finden sich am vordersten oder den vordersten, bisweilen auch an allen Rankenfüssen und inseriren gewöhnlich am Basaltheil derselben.

Sehr geeignet zur Respiration sind die blattförmigen Schwimmfüsse der Phyllopoden. Die als Kiemen und Athemplatten bezeichneten Anhänge derselben sind schon früher besprochen worden. Vielleicht entsprechen die Kiemen der Phyllopoden als Epipodialanhänge den Kiemen der Thoracostraken.

Bei den Leptostraken (Nebalia) fungiren wohl neben der zarten Schalenduplicatur ganz besonders auch die lamellösen Brustfüsse als Athmungsorgane. Die beiden Kiemenplatten derselben (Epipodit und Exopodit) entsprechen den Kiemen und Athemplatten der Phyllopoden. Die Kiemenplatte (Epipodit) des proximalen Gliedes des Protopoditen ist einer Decapoden-Kieme morphologisch gleichwerthig.

Bei den Isopoden sind es die zarthäutigen Lamellen der Pleopoden, welche zur Athmung dienen, und zwar entweder beide Lamellen eines Fusses oder nur die innere, indem die äussere harthäutig ist und als Deckplatte der inneren zum Schutze dient.

Die Kiemen der Stomatopoden (Squilla) finden sich als verästelte Anhänge an den äusseren Lamellen der abdominalen Schwimmfüsse (Pleopoden). Aehnlich verhalten sich die Kiemen bei der Mysideengattung Siriella, wo sie beim männlichen Geschlecht ebenfalls als Anhänge der Pleopoden, aber ihres inneren Astes, auftreten.

Die Kiemen der Amphipoden, Schizopoden (excl. Mysideen) und Decapoden stellen wohl ursprünglich überall Epipodialanhänge am Basalgliede des Protopoditen der Brustfüsse dar. Sie können als homologe Bildungen betrachtet werden und entsprechen vielleicht den

Kiemen der Phyllopoden und den basalen Kiemenplatten (Epipoditen) von Nebalia.

Der schlauchförmigen Amphipoden-Kiemen wurde schon früher gedacht.

Schizopoden. Die Kiemenbüschel der Euphausiden (Fig. 227), deren Aeste gefiedert sind, ragen vom Basalglied des Protopoditen der Rumpffüsse frei in das umgebende Wasser hinein, ohne von der seitlichen Lamelle des Kopfbrustschildes bedeckt zu sein. Die Verästelung der Kiemen wird von den vorderen zu den hinteren Brustfüssen fortschreitend complicirter. Am vordersten Brustfuss ist die Kieme ein einfacher Anhang. Bei Lophogaster finden wir vom 2. bis 7. Brustfuss Kiemen. Diese bestehen aus

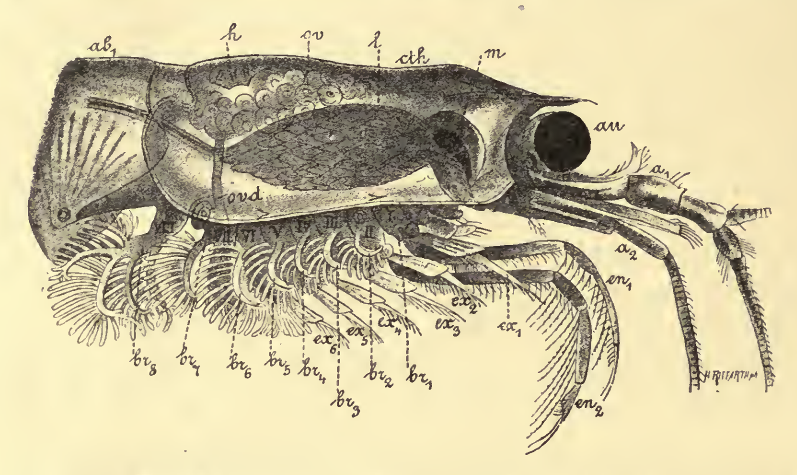


Fig. 227. **Euphausia pellucida** ♀ (nach G. O. Sars), Cephalothorax (*cth*) und 1. Abdominalsegment (ab_1) von der Seite. *h* Herz, *ovd* Ovidukt, *ov* Ovarium, *l* Leber, *m* Magen, *au* Auge, a_1 vordere, a_2 hintere Antenne, ex_1—ex_6 Exopoditen der 6 vordern Brustfüsse, en_1, en_2 Endopoditen der 2 vordern Brustfüsse, die 4 folgenden sind nicht gezeichnet, Endo- und Exopodit des 7. und 8. Brustfusses rudimentär. br_1—br_8 Kiemen an den Protopoditen (*I—VIII*) der Brustfüsse, br_1 erste Kieme, ein kleiner Epipodialanhang.

3 gefiederten Aesten, von denen der obere in einem von der seitlichen Lamelle des Kopfbrustschildes bedeckten Kiemenraum liegt. Die Kiemen sollen nicht direkt vom Basalglied des Protopoditen entspringen, sondern dicht daneben vom Körperstamm. Nichtsdestoweniger dürften sie als verlagerte Epipodialanhänge zu betrachten sein.

Die Kiemen der Decapoden (Fig. 228, 229) verdienen eine eingehendere Besprechung. Ueberall wölbt sich über den Seitentheil des Thorax rechts und links eine Ausbreitung des Kopfbrustschildes, welche als Kiemendeckel (Fig. 228, *kd*) einen Athemraum (*kh*) bedeckt, in welchem die Kiemen (*k*) liegen. Der Kiemendeckel reicht ventralwärts bis ganz an die Insertion der Brustfüsse, wo der Athemraum jederseits durch eine Längsspalte mit dem umgebenden Medium communicirt. Man unterscheidet zunächst nach der Insertionsweise drei Arten von Kiemen, Podobranchien, Arthrobranchien und Pleurobranchien. Die Podobranchien entspringen vom Basalgliede der Brustfüsse, die Arthrobranchien von der Gelenkhaut, zwischen Basalglied und Körperstamm, und die Pleurobranchien vom Stamm selbst, doch unmittelbar über

dem Basalglied der entsprechenden Brustbeine. Alle Kiemen sind phylogenetisch als Epipodialanhänge (des Basalgliedes des Protopoditen) zu deuten, die Arthro- und Pleurobranchien als verlagerte Epipodialanhänge. Nach der speciellen Form unterscheidet man sodann zwei Arten von Kiemen, die Trichobranchien und Phyllobranchien. Bei den Trichobranchien sitzen zahlreiche Kiemenfäden rings um einen gemeinsamen Stamm oder eine gemeinsame Axe. Sie ähneln so einer Flaschenbürste. Bei den Phyllobranchen sind die Kiemenfäden kleine flache Lamellen, welche dicht gedrängt dem Stamm zweizeilig aufsitzen, ähnlich wie die Fiederchen dem Schafte einer Feder. Phyllobranchien und Trichobranchien, zwischen denen mancherlei Zwischenformen von Kiemen vorkommen, finden sich nicht bei ein und derselben Art zusammen. Trichobranchien besitzen die Macruren (mit Ausnahme der Sergestiden, Garneelen und der Gattungen Gebia und Callianassa), Phyllobranchien haben sämmtliche Anomuren und Brachyuren und von den Macruren die eben als Ausnahmen citirten Formen.

Podobranchien, Arthrobranchien und Pleurobranchien können zusammen vorkommen, und zwar an einem und demselben Brustsegment. Sie erleiden mannigfache Modificationen und Rückbildungen. Das Verhalten des Kiemenapparates bei den verschiedenen Decapodengattungen und Arten kann man durch Kiemenformeln charakterisiren. Wir führen hier die Kiemenformel von Astacus fluviatilis und von Cancer pagurus an.

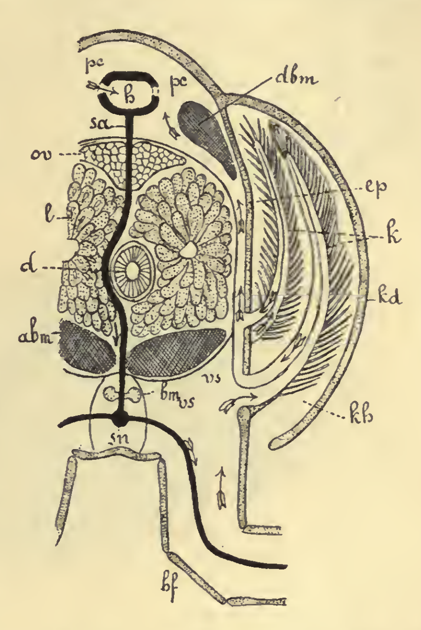


Fig. 228. **Querschnitt durch den Cephalothorax des Flusskrebses in der Gegend des Herzens, schematisch.** *kd* Kiemendeckel, *k* Kiemen, *kh* Athem- oder Kiemenhöhle, *ep* Seitenwand des Cephalothorax, *pc* Pericard, *h* Herz, *sa* Sternalarterie, *l* Hepatopancreas, *d* Darm, *abm* ventrale Längsmuskeln zum Abdomen, *dbm* dorsale Längsmuskeln zum Abdomen, *bm* Bauchmark, *sn* Subneuralgefäss, *bf* Gehfuss, *vs* ventraler Sinus, *ov* Ovarium. Die Pfeile geben die Richtung des Blutstromes an. (Nach Huxley und Plateau.)

Kiemenformel von Astacus fluviatilis (Flusskrebs) nach Huxley.

Brustsegmente und Gliedmaassen	Podobranchien	Arthrobranchien vordere	Arthrobranchien hintere	Pleurobranchien	Summe
VI 1. Kieferfuss	0 (ep.)	0	0	0	= 0 (ep.)
VII 2. Kieferfuss	1	1	0	0	= 2
VIII 3. Kieferfuss	1	1	1	0	= 3
IX 1. Gehfuss	1	1	1	0	= 3
X 2. Gehfuss	1	1	1	0	= 3
XI 3. Gehfuss	1	1	1	Rudim.	= 3 + Rudim.
XII 4. Gehfuss	1	1	1	Rudim.	= 3 + Rudim.
XIII 5. Gehfuss	0	0	0	1	= 1
	6 + ep. +	6 +	5 +	1 + 2 R	= 18 + ep. + 2 R

Kiemenformel von Cancer pagurus (Taschenkrebs) nach Huxley.

Brustsegmente und Gliedmaassen		Podobranchien	Arthrobranchien vordere	Arthrobranchien hintere	Pleurobranchien	Summe
VI 1.	Kieferfuss	0 (ep.)	0	0	0	= 0 (ep.)
VII 2.	Kieferfuss	1	1	0	0	= 2
VIII 3.	Kieferfuss	1	1	1	0	= 3
IX 1.	Gehfuss	0	1	.1	0	= 2
X 2.	Gehfuss	0	0	0	1	= 1
XI 3.	Gehfuss	0	0	0	1	= 1
XII 4.	Gehfuss	0	0	0	0	= 0
XIII 5.	Gehfuss	0	0	0	0	= 0
		2 + ep.	+ 3	+ 2	+ 2	= 9 + ep.

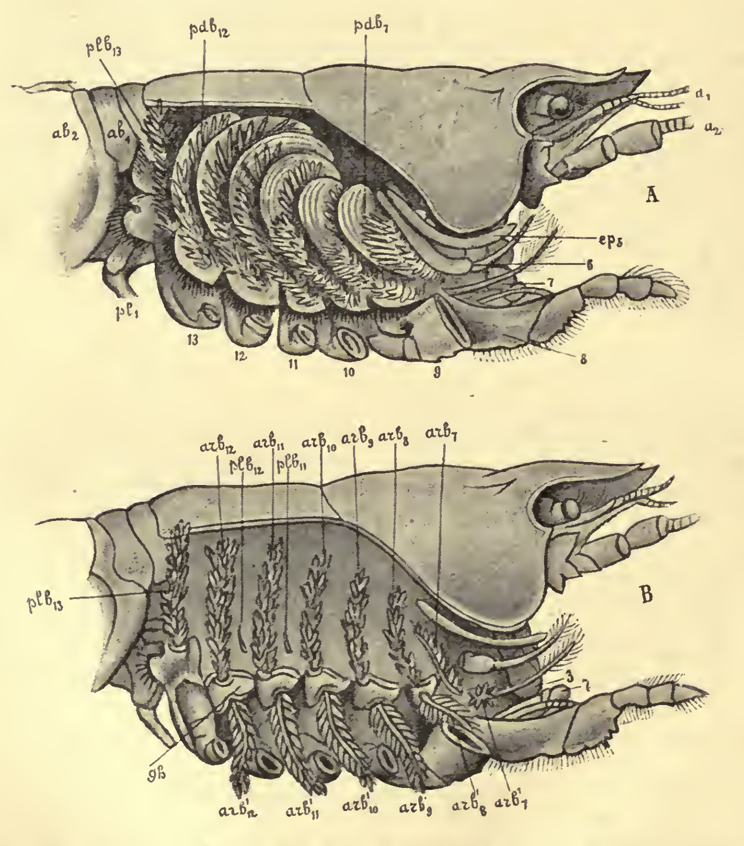


Fig. 229. ***A*** und ***B*** **Kiemen von Astacus fluviatilis.** Bei ***A*** Kiemendeckel entfernt. Man sieht die Kiemen in ihrer natürlichen Lage. Bei ***B*** sind die Podobranchien abgeschnitten und die äussern Arthrobranchien nach unten umgeschlagen. 2 × natürliche Grösse. a_1, a_2 1. und 2. Antenne, 3 Mandibel, *ep* 5. Epipodit der 2. Maxille, 6 1. Kieferfuss, 7 2. Kieferfuss, 8 3. Kieferfuss, 9 Scheerenfuss (abgeschnitten), 10—13 die 4 folgenden Gehfüsse, pl_1 1. Pleopod, ab_1, ab_2 1. und 2. Abdominalsegment, *pdb* Podobranchien, *arb* innere, arb^1 äussere Arthrobranchien, *plb* Pleurobranchien; die beigefügten Zahlen bezeichnen die Gliedmaassen, zu denen die Kiemen gehören, in der Reihenfolge von vorn nach hinten, mit der vordern Antenne als No. 1 beginnend; *gh* Gelenkhaut zwischen Körperstamm und Basalglied des Protopoditen. (Nach Huxley.)

Während bei den übrigen Decapoden das Athemwasser durch die unteren Längsspalten in den Athemraum eintritt, ist der Ort des Ein- und Ausströmens bei den Brachyuren auf kleine Oeffnungen der Athemhöhle beschränkt, die eine verschiedene Lage haben können. Manche Brachyuren und Anomuren können längere oder kürzere Zeit oder fast ausschliesslich auf dem Lande in der Luft leben und zeigen verschiedenartige Einrichtungen, welche es ihnen ermöglichen, Wasser in der Athemhöhle zurückzubehalten oder das aus der Athemhöhle austretende Wasser wieder in dieselbe zurückzuleiten oder direkt Luft zu athmen. Es würde viel zu weit führen, alle diese Einrichtungen im Einzelnen zu besprechen. Ich will nur auf die Athmungsorgane von Birgus latro, eines in Erdlöchern lebenden Anomuren, aufmerksam machen (Fig. 230). Die Athemhöhle dieses Thieres zerfällt dadurch, dass sich der untere Rand des Kiemendeckels

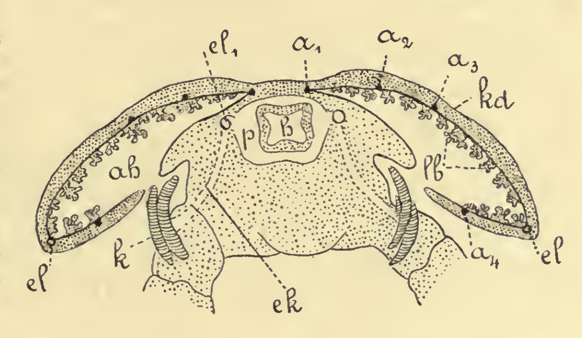


Fig. 230. **Birgus latro. Schematischer Querschnitt in der Gegend des Herzens** (nach SEMPER). *kd* Kiemen- oder Lungendeckel, *h* Herz, *k* Kiemen, *ah* Athemhöhle, *p* Pericard, *ek* zum Herzen ableitende Kiemenblutkanäle, a_1, a_2, a_3, a_4 vom Herzen zuführende Lungen- oder Schalengefässe, *lb* Lungenbüschel, *el* zum Herzen ableitender Lungenblutkanal, el_1 derselbe nahe der Mündung in das Pericardium.

nach einwärts und etwas nach aufwärts krümmt, in eine obere ziemlich geschlossene und in eine untere ziemlich weit offene Abtheilung. In letzterer liegen die verkümmerten Kiemen. Die erstere enthält Luft und fungirt als Lunge. Die Haut der äusseren Decke (des „Kiemendeckels“) dieser oberen Abtheilung trägt eine grosse Menge verästelter Büschel, welche in die mit Luft erfüllte Höhle vorragen und ein stark entwickeltes Maschenwerk von Gefässräumen enthalten. Ueber das specielle Verhalten des Gefässsystems zu den Athmungsorganen von Birgus vergleiche den Abschnitt über das Circulationssystem.

In welcher Weise bei den Krebsen das sauerstoffarme Blut aus dem Körper zu den Athmungsorganen und das sauerstoffreich gewordene Blut aus den Athmungsorganen in den Körper geführt wird, soll im Abschnitt über das Blutgefässsystem an einigen Beispielen erläutert werden.

II. Integument.

Die das Körperepithel darstellende Hypodermis sondert — und dies gilt für alle Arthropoden in noch höherem Maasse als für die Annulaten — eine chitinige, die ganze Oberfläche des Körpers und seiner Anhänge überziehende Cuticula ab, welche nicht nur zum Schutze des Körpers und seiner Weichtheile dient, sondern auch ein äusseres Skelet (Exoskelet) darstellt, das den sich von innen ansetzenden Muskeln die festen Anheftungspunkte gewährt. Die Beschaffenheit der Chitinhülle ist eine sehr verschiedene, einmal an verschiedenen Körper-

stellen eines und desselben Thieres und ein andermal bei den verschiedenen Abtheilungen der Krebse. Die Cuticula ist dünn, zart und biegsam an den Gelenken und an den respiratorischen Oberflächen. Bei den meisten Decapoden, Stomatopoden, vielen Amphipoden und Isopoden, und an den Schalenduplicaturen von Ostracoden und Cirripedien aber wird die meist recht dicke Chitincuticula durch Einlagerung von Kalksalzen (kohlensaurer und phosphorsaurer Kalk) sehr hart und fest, bei gewissen Brachyuren, Cirripedien und Ostracoden sogar steinhart.

Die Beschaffenheit des Hautpanzers stellt dem Wachsthum des Körpers Hindernisse entgegen. Diese werden überwunden durch die Häutung. Unter dem alten Hautpanzer wird ein neuer gebildet, der anfangs zart, weich und dehnbar, nach Abwerfen des ersteren bald erhärtet. Die Metamorphose der Krebse findet unter mehrfach sich wiederholenden Häutungen statt. Bei der Häutung wird nicht nur die äussere Chitinhülle des Körpers, sondern auch die cuticulare Auskleidung des Darmkanals entfernt und erneuert.

Die Cuticula, auf deren sonstige Structur ich hier nicht näher eingehen kann, ist von senkrechten, feinen Porenkanälchen durchbohrt.

Hautdrüsen, die zum Theil, wie man durch Karminfütterung feststellen kann, sich an der exkretorischen Thätigkeit betheiligen, sind hauptsächlich bei weichhäutigen Krebsen sehr weit verbreitet.

Es wäre vom vergleichend-anatomischen Gesichtspunkte aus zur Zeit noch nicht lohnend, auf eine detaillirte Darstellung des Baues und der Verbreitung der verschiedenen Drüsenformen einzugehen. Doch mögen einige Vorkommnisse, die aus diesem oder jenem Grunde besonderes Interesse beanspruchen, erwähnt werden.

Die segmentalen Bauch- und Beindrüssen von Branchipus sind Gruppen von wenigen Hautdrüsenzellen, die sich an den Segmenten des Mittelleibs finden. In jedem Segment findet sich ein Paar Bauchdrüsen an der Aussenseite des Doppelganglions des Bauchmarks und ein Paar Beindrüsen im Basallappen der Beine. Die segmentale Wiederholung, der Charakter als Hautdrüsen, die Lage (im Bereiche der Beine) und die stäbchenförmigen Sekrete lassen die Vermuthung durchaus gerechtfertigt erscheinen, dass diese Drüsen den Spinn- und Borstendrüsen der Anneliden und den Coxaldrüsen der übrigen Arthropoden homolog sind.

An den Basalgliedern der 8 Brustfusspaare von Nebalia sind Hypodermisdrüsen nachgewiesen worden, von denen es wahrscheinlich ist, dass sie exkretorische Funktionen ausüben. Sie erinnern der Lage nach an die Beindrüsen von Branchipus.

Ich citire hier noch die im Basalgliede gewisser Gliedmaassen von Phronimiden vorkommenden Hautdrüsen, ferner die zierlich gebauten Hautdrüsen in den Beinen der Corophiiden, die einzelligen, an verschiedenen Stellen des Körpers zerstreuten Hautdrüsen von Orchestia, die zerstreuten Hautdrüsen von Anisopoden (Tanais, Apseudes), die Handdrüsen von Caprelliden, die sogenannten Cementdrüsen weiblicher Decapoden, welche an der Bauchseite des Abdomens liegen und deren erhärtendes Sekret zur Befestigung der Eier dient.

Wahrscheinlich dient das (im Wasser erstarrende) Sekret der erwähnten Drüsen von Tanais und der Corophiiden durch Verkittung von Fremdpartikelchen zur Herstellung der Wohnröhren der Thiere.

Besonderes Interesse nehmen die unter der Chitincuticula des Körpers zerstreut liegenden ein- und mehrzelligen Hautdrüsen

der Corycaeiden (einer Copepodenfamilie) deshalb in Anspruch, weil man an ihnen die Verbindung der Drüsenzellen mit Nervenfasern äusserst leicht beobachten kann. Eine einzellige Hautdrüse mit ihrem cuticularen, durch einen Porus der Chitinhaut des Körpers nach aussen mündenden Ausführungsgang ist bei Corycaeiden gewöhnlich mit einer terminalen Ganglienzelle gepaart, welche unter einer Tastborste liegt. Der Nerv, der an das Zellenpaar herantritt, gabelt sich in 2 Fäden, von denen sich der eine mit der Drüsenzelle, der andere mit der Ganglienzelle verbindet.

III. Musculatur.

Ein zusammenhängender Hautmuskelschlauch, wie er im Allgemeinen für die Würmer charakteristisch ist und speciell auch noch bei den Annulaten vorkommt, fehlt den Crustaceen, wie den Arthropoden überhaupt. Die Entwickelung des cuticularen Hautüberzugs zu einem viel festeren Hautskelet oder Exoskelet ermöglicht eine grössere Localisation der Musculatur.

Wir dürfen annehmen, dass bei den homonom gegliederten Vorfahren der Krebse, von deren muthmaasslicher Organisation wir schon vielfach ein schematisches Bild entworfen haben, vier stark entwickelte Längsmuskeln den Körper durchzogen. Von diesen Muskeln waren zwei dorsal und zwei ventral zu beiden Seiten der Mittellinien gelegen. Sie waren der Gliederung des Körpers entsprechend gegliedert, so zwar, dass die einzelnen Muskelsegmente oder Myomeren intersegmental lagen, mit einem Ende sich an das Integument eines Segmentes, mit dem anderen am Integument des nächstfolgenden resp. nächstvorhergehenden Segmentes anheftend.

Die Annahme bietet keine Schwierigkeit, dass das dorsale und ventrale Paar von Längsmuskelzügen den ähnlich gelagerten 4 Massen von Längsmuskeln entsprechen, welche bei Polychaeten vorkommen. Ueber den Verbleib der Ringmusculatur der Annelliden lässt sich nichts Sicheres sagen. Vielleicht hat sie sich zum Theil in senkrecht auf die Längsrichtung verlaufenden Muskeln erhalten, welche sich einerseits am Integument des Körperstammes, andererseits im basalen Theile der Gliedmaassen anheften und zur Bewegung der letzteren dienen.

Wir können, wenn wir von der den inneren Organen eigenen Musculatur zunächst absehen, die gesammte Musculatur des Körpers in drei Hauptgruppen einordnen, als da sind: 1. die Musculatur des Körperstammes, 2. die Musculatur der Gliedmaassen und 3. die dem Körperstamm und den Gliedmaassen gemeinsame Musculatur.

Entsprechend der überaus verschiedenartigen Gestaltung und Gliederung des Körperstammes und der Gliedmaassen ist auch die Anordnung der Musculatur bei den verschiedenen Abtheilungen im Einzelnen so verschiedenartig, dass auf eine vergleichende Darstellung verzichtet werden muss. Wohl lässt sich aber das Princip erläutern, nach welchem die Muskeln nicht nur bei sämmtlichen Krebsen, sondern überhaupt bei allen Arthropoden angeordnet sind und ihre Funktionen ausüben. Man wird die Anordnung und Wirkungsweise der Arthropodenmuskeln verstehen, wenn man sich Klarheit darüber verschafft haben wird:

1) dass das passive Bewegungsorgan, das Skelet, bei den Arthropoden ein äusseres Hautskelet (Exoskelet) ist, welches an jedem Seg-

mente des Körperstammes und an jedem Gliede der Extremitäten ein Chitinrohr darstellt,

2) dass die Muskeln an der Innenseite des Skeletes liegen und sich von innen an dasselbe anheften,

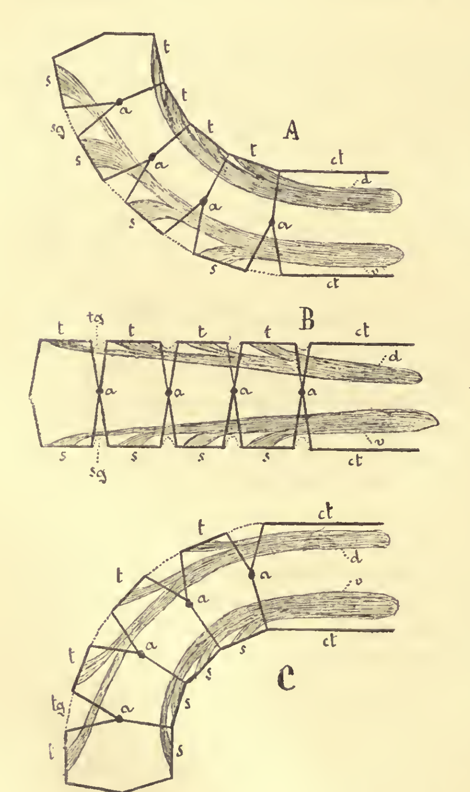
3) dass die Muskeln intersegmental oder zwischen den aufeinanderfolgenden Gliedern ausgespannt sind,

4) dass die Chitinhaut an der Grenze zweier Segmente oder Glieder (am Gelenke) dünn und biegsam ist (Gelenkhaut),

5) dass das röhrenförmige Exoskelet von 2 benachbarten Segmenten oder Gliedern an je zwei quer gegenüberliegenden Stellen scharnier- oder angelartig verbunden ist.

Dieses gesagt, will ich die Anordnung und Wirkungsweise der Musculatur an einem Schema erläutern.

Fig. 231 zeigt uns 5 Segmente, ein grösseres *ct* und 4 kleinere, in vertikaler Projektion. Die festen und härteren Theile des Exoskelets sind durch starke Contouren angedeutet, die zarteren und biegsamen Gelenkhäute (*tg, sg*) durch punktirte Linien. Die Angelpunkte zwischen 2 aufeinanderfolgenden Skeletsegmenten sind mit *a* bezeichnet. Es findet sich jederseits ein solcher Angelpunkt; auf der Projektion fallen die einander rechts und links entsprechenden zusammen. Ein dorsaler Muskel *d* ist im grösseren Segment *ct* angeheftet, durchzieht die kleineren Segmente, um sich am dorsalen oder tergalen Skelet (*t*) eines jeden Segmentes mit einem Faserbündel anzuheften. Aehnlich verhält sich auf der ventralen oder sternalen Seite (*s*) ein Bauchmuskel (*v*).



Die Skeletsegmente sind zweiarmigen Hebeln zu vergleichen, deren Stützpunkte in den Angeln liegen. Contrahirt sich der dorsale Muskel, so zieht er die dorsalen Hebelarme (die tergalen Skelettheile) in der Richtung nach der Ansatzstelle im grösseren Segment; die tergalen Gelenkhäute falten sich, die ventralen werden ausgespannt, und die 4 Segmente krümmen sich in der Weise, wie es in Fig. 231 A dargestellt ist, nach oben.

Fig. 231. **Schemata zur Demonstration des Bewegungsmechanismus des segmentirten Körperstammes bei Arthropoden.** Ein grösseres Segment (*ct*) und 4 kleinere. Das Exoskelet ist durch schwarze Linien, die Gelenkhäute durch punktirte Linien angedeutet. Die Angelpunkte zwischen 2 aufeinanderfolgenden Segmenten finden sich bei *a*. *t* tergales (dorsales) Skelet, *s* sternales (ventrales) Skelet, *d* dorsale Längsmuskeln (Strecker und Aufwärtsbeuger), *v* ventrale Längsmuskeln (Abwärtsbeuger). In *B* ist die Gliederreihe gestreckt, in *A* durch die Contraction der Muskeln *d* aufwärts gekrümmt, in *C* abwärts. *tg* tergale, *sg* sternale Gelenkhäute.

Contrahirt sich nun der ventrale Muskel, indem gleichzeitig der dorsale erschlafft, so wird die Segmentreihe nach unten gekrümmt (Fig. 231 C).

Es leuchtet ein, dass derselbe Nutzeffekt erzielt würde, wenn die dorsalen und ventralen Muskeln, anstatt insgesammt von den kleineren Segmenten zu dem grösseren hinzuziehen, von einem Segment nur zu dem nächstfolgenden verlaufen würden, wie wir es von der Stammform angenommen haben und wie dies auch bei manchen Krebsen (Branchipus, manchen Isopoden, Amphipoden u. s. w.) am Thorax und Abdomen der Fall ist. Bei der Contraction der dorsalen Myomeren würde sich dann ebenfalls die Segmentreihe dorsalwärts, bei der Contraction der ventralen ventralwärts krümmen.

In Wirklichkeit geschieht bei den Krebsen nur die ventrale Krümmung in ausgiebiger Weise, so dass die Rolle der im Allgemeinen schwächer entwickelten dorsalen Längsmuskeln mit der Streckung der Segmentreihe (des Körpers) ausgespielt ist.

Ich wende mich nun, um diese und andere Punkte noch besser zu beleuchten, zu einem concreten Falle, zur Bewegung des Abdomens des Flusskrebses (Fig. 232 u. 233). In der Ruhelage ist das Abdomen ziemlich gestreckt, ziemlich in der geraden hinteren Verlängerung des Cephalothorax gelegen. Jedes dorsale (tergale) Skeletsegment (Fig. 232 A, t, t_1, t_2) schiebt sich mit seinem vordersten etwas abgesetzten Theile (b—c, b_1—c_1) eine Strecke weit unter das Hinterende des vorhergehenden Skeletsegmentes und geht dann in die Gelenkhaut (c—a_1, c_1—a_2) über, die nach hinten und aussen umbiegend, sich mit dem Hinterrand des vorhergehenden Skeletsegmentes verbindet. Das ventrale Hartskelet besteht nur aus relativ schmalen, queren, segmentalen Streifen (d—e, d_1—e_1, d_2—e_2), die durch, im Ruhezustande ziemlich gestreckte, grosse intersegmentale Gelenkhäute (e—d_1, e_1—d_2) verbunden sind. Das tergale Muskelpaar (tm) heftet sich einerseits vorn an den Seitenwänden des Cephalothorax (dem grossen Segment unseres Schemas entsprechend), anderseits mit ebensoviel Bündelpaaren, als Abdominalsegmente vorhanden sind, an der Innenfläche des Tergalskeletes der Abdominalsegmente an.

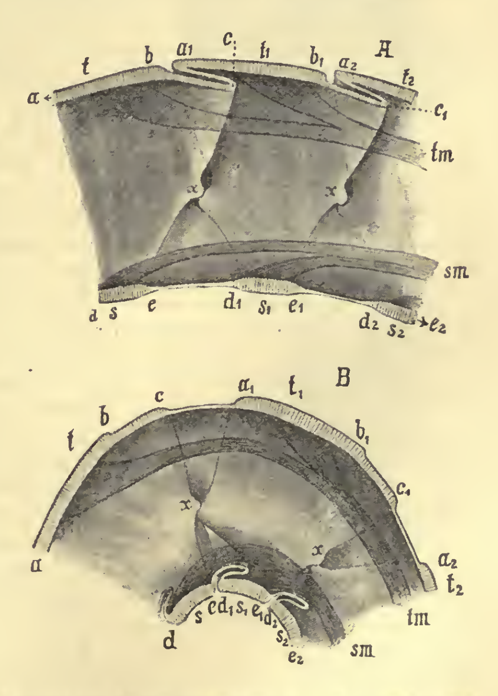


Fig. 232. **Bewegungsmechanismus von zwei Abdominalsegmenten des Flusskrebses,** schematisirt. t, t_1, t_2 tergales, s, s_1, s_2 sternales Exoskelet, x Angelpunkte, b—c, b_1—c_1 Gelenkfacetten, die sich beim Strecken der Segmentreihe unter a_1—b_1, a_2—b_2 verschieben; c—a_1, c_1—a_2, e—d_1, e_1—d_2 Gelenkhäute, tm tergaler, sm sternaler Längsmuskel. *A* Segmentreihe ziemlich gestreckt. *B* Segmentreihe durch Contraction des sternalen Längsmuskels ventralwärts gebeugt, tergale Gelenkhäute gestreckt.

Das ventrale oder sternale Muskelpaar (*sm*) heftet sich mit seinem vorderen Ende an der Ventralseite des Cephalothorax an, und zwar an einer Reihe von nach innen gerichteten Fortsätzen des Exoskeletes, welche, zum Theil durch Querbrücken verbunden, das thoracale Bauchmark und das Subneuralgefäss zwischen sich fassen. Anderseits setzt sich der sternale Längsmuskel an der Innenseite des sternalen Skeletes sämmtlicher Abdominalsegmente an. Die Fasern dieses Muskels sind ähnlich gedreht, wie die Stränge eines Seiles.

Die Stelle der Angeln zwischen den aufeinanderfolgenden Skeletsegmenten ist mit x bezeichnet.

Contrahirt sich das Sternal- oder Beugemuskelpaar, so krümmt sich unserem Schema entsprechend die Segmentreihe des Abdomens ventralwärts (Fig. 232 B), bis, wie dies beim Schwimmen geschieht, das Telson die Bauchseite des Cephalothorax berührt. Dabei falten sich die intersegmentalen, grossen sternalen Gelenkhäute des Abdomens, das ganze tergale Integument aber wird gestreckt, die tergalen Gelenkfacetten und Gelenkhäute werden unter den von ihnen bedeckten tergalen Skeletsegmenten nach hinten vorgeschoben und treten frei nach aussen zu Tage. Erschlafft nun der Sternalmuskel und contrahirt sich das Tergal- oder Streckmuskelpaar (Fig. 232 A, Fig. 233), so wird das Abdomen gestreckt, die tergalen Skeletsegmente treten wieder mit ihren Gelenkfacetten dachziegelförmig untereinander, die sternalen Gelenkhäute werden gestreckt. Eine dorsale Krümmung des Abdomens ist deshalb nicht möglich, weil erstens die sternalen Gelenkhäute eine weitere Streckung nicht erlauben, und zweitens, weil die tergalen Skeletsegmente nur bis an die hintere Grenze ihrer Gelenkfacetten untereinander geschoben werden können. Dies wird am besten durch die Abbildung (Fig. 232 A) erläutert.

Was nun die Bewegungen der Gliedmaassen anbetrifft, so ist ihr Mechanismus principiell derselbe wie für die Bewegungen des Stammes. Es leuchtet aber ein, dass, wenn die Angelpunkte an sämmtlichen Gliedern einer Gliedmaasse in zwei parallelen geraden Linien liegen würden, die Gliederreihe der Extremität sich nur in einer Ebene krümmen könnte, wie dies ja bei der Segmentreihe des Stammes der Fall ist. Nun sind aber die beiden Angelpunkte an den aufeinanderfolgenden

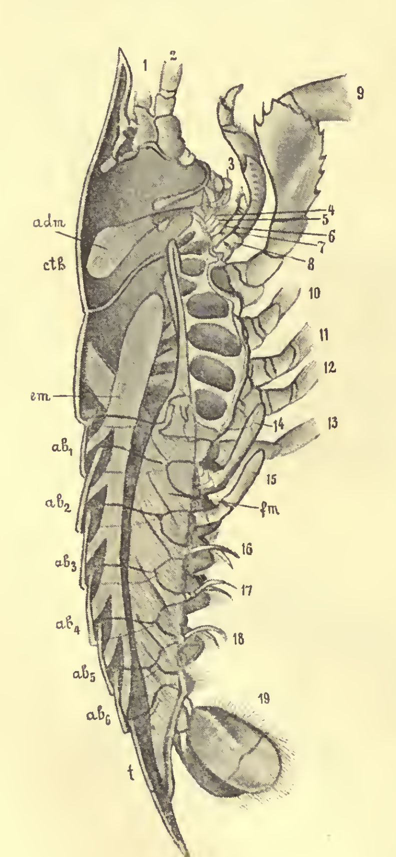


Fig. 233. **Astacus fluviatilis. Längsschnitt zur Darstellung der wichtigsten Musculatur und ihrer Beziehungen zum Hautskelet** (nach HUXLEY). *em* Extensor, *fm* Flexor des Abdomens, *adm* Adductor der Mandibeln, *cth* Cephalothorax, ab_1—ab_6 Abdominalsegmente, *t* Telson, 1—19 Gliedmaassen: 1—13 des Cephalothorax, 14—19 des Abdomens.

Gliedern sehr verschiedenartig gestellt, und dadurch wird eine viel freiere und vielseitigere Bewegung der Gliederreihe ermöglicht. Was das Verhältniss der Gliedmaassen zum Körperstamm anbetrifft, so ist dasselbe ebenfalls nach dem beleuchteten Princip geregelt. Das Exoskelet des Stammsegmentes verhält sich zu dem Exoskelet der Basalglieder der Gliedmaassen, die es trägt, wie ein grösseres Skeletglied einer Gliedmaasse zu einem kleineren.

Die Muskeln, die sich einerseits am Exoskelet der ersten Glieder der Extremitäten anheften, setzen sich anderseits mit Vorliebe an dem tergalen Skelet der betreffenden Stammessegmente an.

Ich will noch den Bewegungsmechanismus der sogenannten Scheere des Flusskrebses beschreiben (Fig. 234). Die Scheere wird von den beiden Endgliedern der Scheerenfüsse gebildet. Das vorletzte Glied ist in einen spitzen Fortsatz (*zf*) ausgezogen. Das letzte Glied (*eg*) articulirt in der gewohnten Weise auf 2 gegenüberliegenden Angeln mit dem vorletzten.

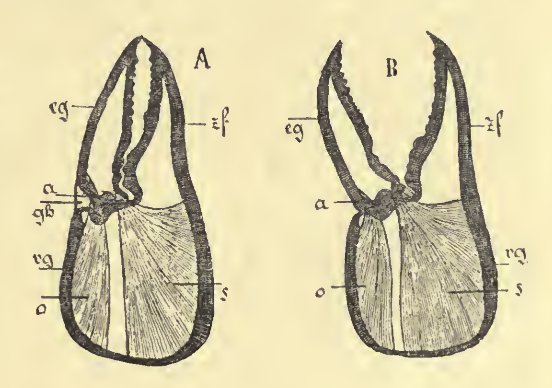


Fig. 234. **Scheere des grossen Scheerenfusses des Flusskrebses, schematisch.** ***A*** Die Scheere geschlossen; ***B*** dieselbe geöffnet. *eg* Endglied des Scheerenfusses, *vg* vorletztes Glied desselben mit dem Zangenfortsatz *zf*, *a* Angel, auf der sich das Endglied bewegt, *gh* Gelenkhaut, *o* Oeffnungsmuskel der Scheere (Abductor des Endgliedes), *s* Schliessmuskel der Scheere (Adductor des Endgliedes).

Rings um die Angeln sind die beiden Skeletglieder durch eine dünne und biegsame Gelenkhaut verbunden. Wiederum dienen 2 Muskeln in der durch die Abbildung illustrirten Weise zur Bewegung des Endgliedes auf dem vorletzten Gliede. Bei der Contraction des einen dreht sich das Endglied im Bogen vom Fortsatze des vorletzten Gliedes weg (Fig. 234 B): die Scheere öffnet sich. Contrahirt sich der viel stärkere, auf der anderen Seite der beiden Angeln gelegene Muskel, so dreht sich das Endglied gegen den Fortsatz des vorletzten Gliedes: die Scheere schliesst sich (A).

Die Muskeln der Krebse heften sich häufig durch sehnige, oft sogar chitinige Endstücke an das Exoskelet an. In letzterem Falle kann man von einem Endoskelet sprechen. Beide Einrichtungan dienen zur Vergrösserung der Anheftungsoberfläche der Muskeln.

Bei denjenigen Entomostraken, bei welchen die stark entwickelte Schalenduplicatur zweiklappig den ganzen Körper umschliesst (Ostracoden, Estheriden), findet sich ein kräftiger, die beiden Schalenklappen quer verbindender Schalenmuskel, welcher zum Verschluss der Schale dient. Ein solcher Schalenmuskel findet sich unter den Malacostraken auch noch bei den Leptostraken (Nebalia).

Die Körpermusculatur ist wie bei allen Arthropoden quergestreift.

IV. Der Darmkanal

der Crustaceen nimmt einen einfachen gestreckten Verlauf durch den Körper. Der Mund liegt auf der Ventralseite des Kopfes, begrenzt und überragt von einer Oberlippe und einer Unterlippe (Paragnathen) und umstellt von in den Dienst der Nahrungsaufnahme getretenen Gliedmaassen (Mandibeln, Maxillen, Kieferfüsse). Der After befindet sich am Endsegmente des Körpers. Der ontogenetischen Entstehung und dem Baue nach müssen wir wieder 3 gesondert zu besprechende Hauptabschnitte am Darmkanal unterscheiden, erstens den Vorderdarm, zweitens den Enddarm und drittens den die Verbindung zwischen beiden vermittelnden den Körper durchziehenden Mitteldarm. Vorderdarm und Enddarm, aus dem ectodermalen Stomodaeum und Proctodaeum der Larve oder des Embryo hervorgehend, besitzen an der inneren Oberfläche ihrer Epithelwand eine chitinige Cuticula (Intima), welche sich am Mund und After in das von der Hypodermis ausgeschiedene chitinige Exoskelet des Körpers fortsetzt. Nur das Epithel des aus dem Mesenteron hervorgehenden Mitteldarmes ist entodermalen Ursprungs. Der Mitteldarm ist bei fast allen Krebsen durch den Besitz von Divertikeln ausgezeichnet, welche im Allgemeinen die Rolle eines Hepatopancreas spielen.

Wie in anderen Abtheilungen des Thierreichs, so bedingt auch bei manchen Krebsen der weitgehende Parasitismus eine Verkümmerung des Darmkanals. Bei den parasitischen Cirripedien lassen sich verschiedene Stufen seiner Rückbildung bis zu dem Zustande der Rhizocephalen constatiren, wo ein Darmkanal nicht nur den erwachsenen Thieren, sondern auch den freischwimmenden Larven fehlt. Auch bei parasitischen Isopoden kann der Enddarm mit After, oder dazu noch ein grosser Theil des Mitteldarmes gänzlich in Wegfall kommen.

A) Der Vorderdarm.

Ein charakteristischer Unterschied im Verhalten des Vorderdarms besteht zwischen Entomostraken und Malacostraken. Bei den erstern stellt er eine einfache Speiseröhre (Oesophagus) dar, welche, zwischen den Schlundcommissuren hindurchtretend, dorsalwärts verläuft, um dann in den nach hinten verlaufenden Mitteldarm überzugehen. Bei den Malacostraken hingegen zerfällt er zum mindesten in zwei differente Abschnitte, den auf die Mundhöhle folgenden, aufsteigenden engeren Oesophagus und den erweiterten, im Kopfe gelegenen Kau- oder Vormagen, an den sich dann der Mitteldarm anschliesst. — Den Crustaceen scheinen im Allgemeinen besondere in den Oesophagus einmündende Speicheldrüsen zu fehlen (solche Drüsen sind nur beim Flusskrebs beobachtet worden), doch kommen sehr allgemein Drüsen vor, welche an der Oberlippe oder auch in der Mundhöhle und an den Maxillen ausmünden und meist als Speicheldrüsen bezeichnet werden. Sie gehören wahrscheinlich in die Kategorie der Beindrüsen und der übrigen Hautdrüsen.

Wenn wir zunächst von den speciellen Modificationen absehen, welche der Vorderdarm erleiden kann, so ist seine Structur im Wesentliche folgende. Seine Wand besteht aus einer Schicht von Hypodermiszellen, die einer äusseren, oft chitinigen Basalmembran aufsitzt und

innen, wie die Hypodermis der Haut, eine chitinige Cuticula (Intima) ausscheidet. Der Vorderdarm wird von ringförmigen Muskelreifen umspannt, die zu seiner Verengerung dienen, während seine Erweiterung und andere Bewegungen, die er ausführt, durch meist paarige Muskelgruppen, die sich einerseits an die Darmwand, anderseits an Theile des benachbarten Integumentes ansetzen, bewirkt werden.

Die Hypodermis des Oesophagus ist oft schwer nachweisbar.

Entomostraken. Häufig springt das Ende des Oesophagus zapfenförmig oder trichterförmig in den Anfangstheil des Mitteldarms vor, ähnlich etwa, wie der Uterus der Säugethiere in die Vagina. Dieser Vorsprung, bei Branchipus zweilappig und mit kleinen Cuticularpapillen besetzt, dürfte dem Kaumagen der Malacostraken entsprechen.

Die Intima des Oesophagus ist meist der Länge nach gefaltet, was eine beträchtliche Erweiterung dieses Darmabschnittes ermöglicht.

Bei Ostracoden kann sich der Oesophagus vor dem Uebergang in den Mitteldarm zu einem sogenannten Kropfmagen erweitern.

Bei Leptodora (Daphnide) hat man am Vorderdarm 2 Abschnitte unterschieden, einen aufsteigenden Pharynx und einen auffallend weit nach hinten verlaufenden Oesophagus. Dieser letztere dürfte indessen vielleicht dem Mitteldarm angehören.

Malacostraken. Für die zu dieser zweiten Hauptabtheilung gehörenden Krebse ist der Besitz eines Kau- oder Vormagens charakteristisch. Er tritt schon bei den Leptostraken auf, wenn auch in etwas einfacherer Form als bei den übrigen Malacostraken. Der Kaumagen ist ein geräumiger Sack von verschiedener Gestalt. Er ist hauptsächlich dadurch ausgezeichnet, dass seine Wand in seine Höhle in Form bestimmt angeordneter Falten, Leisten, Klappen, Platten, Lamellen und anderer Erhabenheiten vorspringt, an denen die chitinige Intima besonders stark und fest entwickelt ist und ein sehr complicirtes Chitingerüst darstellt. Die specielle Form des Kaumagens mit seinen Vorsprüngen, Taschen u. s. w. und seinem Chitingerüst ist systematisch ausserordentlich wichtig. Eine eingehendere Darstellung würde aber viel zu viel Raum in Anspruch nehmen. Meist zerfällt der Kaumagen durch eine Einschnürung in zwei Abtheilungen, eine vordere Cardiacalabtheilung, in welche der Oesophagus einmündet, und eine hintere Pyloricalabtheilung, welche sich in den Mitteldarm öffnet. In der vorderen Abtheilung wird die schon durch die Mundgliedmaassen zerstückelte Nahrung durch das Kaugerüst noch weiter verkleinert, zerrieben, zermalmt, in der hinteren Abtheilung, in welche das Sekret der Mitteldarmdrüse hineintritt, geschieht vornehmlich die Verdauung. Die specielle Gestaltung der Wand mit ihrem Chitingerüste dient hier hauptsächlich dazu, einerseits einen zu raschen Uebertritt der Nahrung in den Mitteldarm, anderseits einen Rücktritt des Darminhalts in den Kaumagen zu verhindern.

Die Theile des Kaugerüstes werden durch zweckmässig angeordnete Muskeln bewegt, die sich an das benachbarte Integument ansetzen.

Bei manchen parasitischen Isopoden, die flüssige Nahrung saugend aufnehmen, ist der Kaumagen bedeutend vereinfacht.

Ueber den Darm der Entonisciden siehe die Bemerkungen am Ende des Abschnittes über den Darmkanal p. 350.

Bei den Decapoden finden sich in der vorderen Wand der Cardiacalabtheilung des Kaumagens zwei Concretionen, die vorwiegend aus kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk bestehen; es sind dies die sogenannten Krebsaugen oder Gastrolithen. Sie entwickeln sich (beim Flusskrebs) im Sommer und sind am grössten im Spätsommer vor der Häutung. Bei der Häutung gelangen sie in den Hohlraum des Kaumagens, werden hier zermalmt, zerrieben, dann aufgelöst und resorbirt. Höchst wahrscheinlich liefern sie das Kalkmaterial, welches nach der Häutung das Hautskelet wieder consolidirt.

Die ganze Intima des Vorderdarms mitsammt dem complicirten Chitingerüst des Kaumagens wird bei der Häutung entfernt, durch den Mund erbrochen.

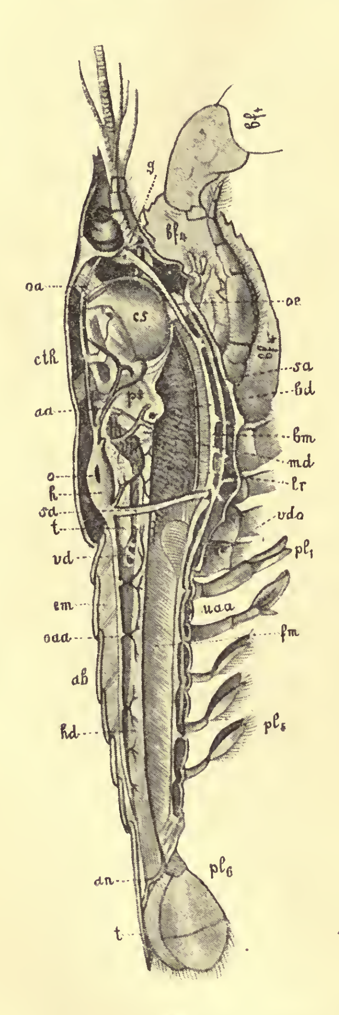


Fig. 235. **Astacus fluviatilis, medianer Durchschnitt des Körpers, von der rechten Seite gesehen.** Die Brustfüsse und Antennen der linken Seite sind unvollständig gezeichnet (nach Huxley). *oa* Augenarterie (Aorta cephalica), *aa* Antennenarterie, *cth* Cephalothorax, *o* seitliches Ostium des Herzens, *h* Herz, *sa* Sternalarterie, *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *em* Streckmuskeln des Abdomens, *oaa* obere Abdominalarterie (Arteria abdominalis), *ab* Abdomen, *hd* Hinterdarm, *an* Anus, *t* Telson, *g* Gehirn (oberes Schlundganglion), bf_4 4. Brustfuss (Scheerenfuss), *oe* Oesophagus, *cs* Cardiacaltheil des Magens, *ps* Pylorustheil des Magens, *bd* rechte Mündung des Hepatopancreas in den Magen, *bm* Bauchmark, *md* Mitteldarm, *lr* Leber (Hepatopancreas), *vdo* männliche Geschlechtsöffnung, pl_1, pl_5, pl_6 1., 5. und 6. Pleopod, *uaa* untere Abdominalarterie, *fm* Beugemuskeln des Abdomens.

B) Der Mitteldarm

stellt den entodermalen Theil des Darmkanals dar und sein Epithel lässt den entodermalen Ursprung auch beim erwachsenen Thier deutlich erkennen, indem es eine andere Beschaffenheit hat als das ectodermale Epithel des Vorder- und Enddarmes. Im Gegensatz zu diesen beiden Darmabschnitten kommt es am Mitteldarm nicht zur Bildung einer der äusseren Chitincuticula des Körpers entsprechenden chitinigen Intima. Der Mitteldarm ist fast immer (durch Einschnürungen oder Klappenvorrichtungen) vom Vorder- und Hinterdarm deutlich abgesetzt. Ausserdem wird sein vorderes und bisweilen auch sein hinteres Ende durch die Einmündungen drüsiger Divertikel markirt, welche Ausstülpungen seiner Wand darstellen. Diese drüsigen Divertikel, unter denen das Hepatopancreas der höheren Malacostraken die grösste Entfaltung zeigt, will ich unter dem Namen der Mitteldarmdivertikel zusammenfassen. Die Gestalt und die Ausdehnung des Mitteldarmes sind sehr verschieden. Während er bei den Entomostraken und noch bei vielen Malacostraken den weitaus grössten Theil des Darm-

rohres darstellt, der den Körper vom Kopf bis gegen das hinterste Leibesende durchzieht, ist er bei manchen Malacostraken (wenigstens bei den Decapoden, Isopoden und wahrscheinlich auch bei den Anisopoden) als besonderer Abschnitt des Darmrohres fast ganz weggefallen. Er ist hier gleichsam völlig in die Bildung seiner stark entwickelten Drüsendivertikel, der Hepatopancreasschläuche, aufgegangen. In diesen Fällen stellt der weitaus grösste, vom Kaumagen bis zum hintersten Leibesende den Körper durchsetzende Theil des Darmrohres den aus dem ectodermalen Proctodaeum hervorgehenden Enddarm dar.

Während die Thatsache, dass bei Isopoden und den Decapoden das ganze Darmrohr, mit Ausnahme der Einmündungsstelle des Hepatopancreas, aus dem embryonalen oder larvalen Stomo- und Proctodaeum hervorgeht, auch ontogenetisch festgestellt ist, sind bei den übrigen Malacostraken ontogenetische Untersuchungen über die Grenze zwischen Mittel- und Enddarm erst noch anzustellen. Bis jetzt hat man auf die Ausdehnung des Enddarmes ausschliesslich auf Grund der Ausdehnung der chitinigen Cuticula im Darmrohr geschlossen.

Die Wandung des Mitteldarms und der Mitteldarmdivertikel zeigt im Grossen und Ganzen denselben Aufbau. Das deutliche Epithel sitzt einer Basalmembran auf und zeigt mitunter an seiner dem Lumen des Darmes zugekehrten Oberfläche einen (nicht chitinigen) cuticularen Grenzsaum. Auf der Aussenseite der Basalmembran wird der Mitteldarm und seine Divertikel umspannt von reifenförmigen, sich regelmässig wiederholenden, selten quergestreiften Ringmuskeln. Längsmuskeln kommen seltener und dann nur spärlich vor. Sie liegen an der Innenseite der Ringmuskeln. Im Leben beobachtet man nicht nur am Mitteldarm, sondern auch an seinen Divertikeln oft sehr energische und rhythmische Contractionswellen, die hauptsächlich bei kleineren, eines Herzens entbehrenden Entomostraken nebenbei noch eine Art Circulation der Hämolymphe im Lacunensystem des Körpers hervorrufen.

Der Mitteldarm der Entomostraken.

Er zerfällt meist in einen vorderen, erweiterten Abschnitt (Magen, Chylusmagen, Magendarm) und in einen hinteren, engern Abschnitt, den ich als Dünndarm bezeichnen möchte. In den erstern münden die sehr allgemein verbreiteten Mitteldarmdivertikel, die gewöhnlich in einem Paare vorhanden sind.

Im Einzelnen bieten die Mitteldarmdivertikel der Entomostraken ein sehr verschiedenartiges Verhalten. Die beiden Divertikel der Branchiopoden sind selbst wieder ausgebuchtet. Ihre Grössenverhältnisse sind sehr wechselnd. Bei Apus tragen sie Seitenzweige, die mit zahlreichen Drüsenläppchen besetzt sind. Bei den Cladoceren (Fig. 193, pag. 293) findet man gewöhnlich zwei kurze, nach vorn gerichtete, als Leberhörnchen bezeichnete Divertikel. Bei den Ostracoden sind die beiden Divertikel so lang, dass sie häufig jederseits in die Schalenduplicatur hineinragen. Mitteldarmdivertikel fehlen manchen Copepoden, bei anderen sind sie vorhanden, entweder paarig oder unpaar, einfach oder durch die Ausbildung von Nebensäckchen complicirt. Das Verhalten der beiden Mitteldarmdivertikel der scheibenförmig plattgedrückten Branchiuren (Argulus) (Fig. 196, pag. 295) erinnert an dasjenige mancher Branchiopoden. Jedes der beiden Divertikel theilt sich zunächst in einen vorderen und in einen hinteren Ast, die sich selbst

wieder verzweigen und deren Zweige bis an die Seitenränder des Cephalothorax vordringen. In den meist der Länge nach stark gefalteten Magen der nicht parasitischen Cirripedien münden ebenfalls nicht selten Divertikel ein; 8 Divertikel besitzt Balanus, sie können verästelt sein (B. perforatus).

Die Mitteldarmdivertikel der Malacostraken.

Unter diesen will ich zunächst die am Vorderende und die am Hinterende des Mitteldarmes einmündenden Divertikel unterscheiden. Die ersteren sind allgemein verbreitet. Sie entsprechen den Mitteldarmdivertikeln der Entomostraken und werden gewöhnlich als Leber bezeichnet. Mit Hinblick auf ihre physiologische Leistung aber würde der Name Hepatopancreas passender sein.

Bei den Leptostraken finden wir 4 Paar Leberschläuche, von denen 3 Paare, ein oberes, ein seitliches und ein unteres, sehr langgestreckt sind und dem Mitteldarm entlang bis weit in das Abdomen hineinreichen. Das 4. kürzere Paar erstreckt sich bis in den Vorderkopf. Jederseits treten die Schläuche zu einem kurzen, weiten Sinus zusammen, der mit dem der anderen Seite vereinigt durch eine gemeinsame Oeffnung am hinteren ventralen Ende des Kaumagens in den Darm mündet.

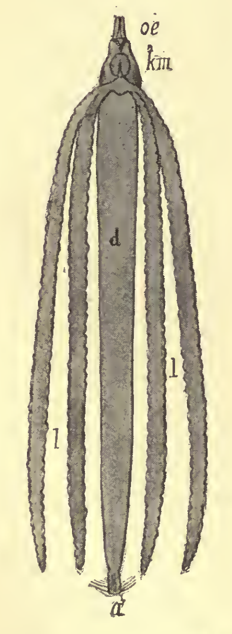


Fig. 236. **Darmkanal von Asellus aquaticus** (nach O. SARS). *oe* Oesophagus, *km* Kaumagen, *d* Mitteldarm, *a* Afterdarm (Mastdarm), *l* Leberschläuche (Hepatopancreas).

Auch bei den Arthrostraca finden sich 1—3 Paare in den bisweilen erweiterten und den Kaumagen zum Theil umfassenden Anfangstheil des Mitteldarmes einmündende Divertikel. Unter diesen sind es häufig ganz besonders 2 (bei den normalen Amphipoden 4) dem Darm entlang nach hinten verlaufende Schläuche, welche ihrer Funktion und der Structur ihres Epithels nach den Namen eines Hepatopancreas verdienen.

Aehnlich wie die Leptostraken und Arthrostraken verhalten sich mit Bezug auf die Mitteldarmdrüsen die Schizopoden, die Cumaceen und die Larven der Decapoden. Sie sind durch 3 Paar gestreckte, in den vordersten Theil des Mitteldarmes mündende „Leberschläuche" ausgezeichnet. Bei den Stomatopoden finden sich, auf die ganze Länge des Mitteldarmes vertheilt, 10 Paar büschelförmig verästelter „Leberschläuche". Die erwachsenen Decapoden sind durch den Besitz einer paarigen Leber (Hepatopancreas) ausgezeichnet, welche rechts und links in das hintere und untere Ende des Kaumagens einmündet. Durch sehr starke Verästelung gewinnt die Leber den Charakter einer sehr umfangreichen, einen grossen Theil des Cephalothorax ausfüllenden, tubulären Drüse, welche jederseits in 3 Lappen, einen vorderen, einen seitlichen und einen hinteren, zerfällt.

Wenn wir von den das Epithel der Malacostrakenleber zusammensetzenden Zellen nur die extremen Formen berücksichtigen, so können wir

2 Zellarten unterscheiden, erstens Fermentzellen, deren verschiedenartige, bald flüssige, bald feste, bald farblose, bald gefärbte Sekrete Fibrin verdauen, zweitens Leberzellen, deren fettartige Sekrete einen mit dem Gallenpigment der Wirbelthiere verwandten Farbstoff enthalten. Diesem Befunde zu Folge dürfen wir die erwähnte Mitteldarmdrüse nicht schlechthin als Leber, sondern besser als Hepatopancreas bezeichnen. Eine scharfe Unterscheidung der Zellen in Fermentzellen und Leberzellen lässt sich übrigens nicht durchführen; es kommen vielfache Zwischenformen vor.

Was die in das hinterste Ende des Mitteldarms einmündenden drüsigen Blindschläuche anbetrifft, so finden sie sich bei Amphipoden, und zwar bei den Caprelliden und Crevettinen. Sie sind mit Ausnahme von Melita, welche nur einen solchen Drüsenschlauch besitzt, in einem Paar vorhanden. Funktionell werden sie (bei Crevettinen) als Harndrüsen aufgefasst. Morphologisch lassen sie sich deshalb nicht mit den Malpighi'schen Gefässen der Tracheaten vergleichen, weil sie nicht wie diese dem Enddarm, sondern dem Mitteldarm angehören

Im hinteren Theile des Mitteldarmes von Nebalia findet sich an der Innenseite der dorsalen Darmwand eine longitudinale Rinne, welche sich am Ende des Mitteldarmes in einen Blindsack fortsetzt, der nach hinten in das Aftersegment eintritt, um mit 2 seitlichen Vorstülpungen zu endigen.

C) Der Enddarm.

Der Enddarm ist bei den Krebsen im Allgemeinen kurz und auf das oder die Endsegmente des Körpers beschränkt. Sein Epithel ist innen von einer oft recht kräftigen, chitinigen Intima überzogen. Seine Wand ist fast immer mit wohl entwickelten, reifenartigen Ringmuskeln ausgestattet. Besondere Muskeln oder Muskelgruppen (Dilatatoren) sind zwischen Enddarm und dem benachbarten Integument ausgespannt und bewirken bei ihrer Contraction eine Erweiterung des Enddarmes. Wo, wie bei den Isopoden, Anisopoden und Decapoden, der Enddarm sehr lang ist und die Stelle des Dünndarmes der übrigen Krebse vertritt, finden sich diese Dilatatoren nur am hinteren, differenten, als Afterdarm zu bezeichnenden Abschnitt des Enddarmes.

Unter den Amphipoden besitzt Orchestia einen für diese Gruppe auffallend langen Enddarm, der nach vorn bis in das 7. Abdominalsegment hineinreicht.

Der After liegt bei den Entomostraken dorsal, bei den Malacostraken ventral am Endsegment.

Besondere in den Enddarm einmündende Drüsen oder Divertikel fehlen den Krebsen.

Nur bei den Lynceiden unter den Cladoceren findet sich am Enddarm ventralwärts ein drüsiger, contractiler Blindsack, der sich bei Pleuroxus in einen langen, wurmförmigen, um den Darm gewundenen Anhang verlängert.

Bei den Stomatopoden sollen 2 Drüsensäckchen in den Afterdarm münden. Dieselben dürften, da andere Exkretionsorgane beim erwachsenen Thiere fehlen, exkretorische Funktionen haben.

Es ist indessen noch nicht sicher erwiesen, dass die hier erwähnten Drüsenschläuche der Lynceiden und Stomatopoden wirklich zum Enddarm, und nicht vielmehr zum Endabschnitt des Mitteldarms gehören.

Bei der durch die Contraction der Dilatatoren des Enddarms bewirkten Erweiterung desselben wird Wasser durch den After in ihn aufgesaugt und bei der nachfolgenden Contraction vermengt mit Faecalmassen wieder ausgestossen. Man hat die noch nicht genügend begründete Ansicht ausgesprochen, dass diese Saugbewegungen wenigstens bei gewissen Entomostraken (Phyllopoden) auf eine respiratorische Funktion des Enddarmes hinweisen.

Die chitinige Intima des Enddarmes wird bei der Häutung durch den After ausgeworfen.

Die eigenthümliche Umgestaltung, welche der Darmkanal bei dem Weibchen vieler parasitischen Isopoden erleidet, soll hier nur am Beispiele eines Entonisciden, Portunion maenadis, kurz erörtert werden. Der enge Oesophagus führt in einen grossen, aus zwei seitlichen Taschen bestehenden Sack, dessen Innenwand in Form zahlreicher langer Zotten mit chitiniger Intima in das Lumen vorspringt. In diesem Abschnitt des Darmes, den man als Cephalogaster bezeichnet hat, geschieht die Resorption der Nahrung. Der Cephalogaster setzt sich nach hinten in einen zweiten Abschnitt, die Typhlosolis, fort, dessen dorsalwärts stark verdickte Wandung so in das Lumen vorspringt, dass dieses auf einem Querschnitt die Form eines Halbmondes mit nach oben gerichteter Concavität annimmt. Eine starke Cuticula kleidet innen die Typhlosolis aus und trägt dicht gestellte, lange und feste Haare, welche von den gegenüberliegenden Wänden her so zwischen einander hineinragen, dass ein feiner Reusenapparat gebildet wird, welcher nur flüssigen Stoffen den Durchtritt gestattet. Auf die Typhlosolis, welche durch ein Paar starker Muskeln an der Leibeswand befestigt ist, folgt ein dritter, äusserst musculöser Abschnitt, welcher als Rathke'sches Organ bezeichnet wird, und welcher energische rhythmische Contractionen ausführt. Ein kleiner, schlauchförmiger, blindgeschlossener letzter Abschnitt, der wohl allein den Mitteldarm repräsentirt, nimmt die Ausführungsgänge zweier grosser contractiler Leberschläuche auf. Ein Enddarm und After fehlt. Der ganze Darm erstreckt sich nur bis in das 3. Thoracalsegment. Portunion maenadis saugt das Blut seines Wirthes Carcinus. Diesem Sauggeschäft erscheint der eigenthümliche Bau des Darmkanals, an welchem das Rathke'sche Organ und der Cephalogaster sich abwechselnd contrahiren und ausdehnen, angepasst.

Der Darmkanal der winzigen, am Körper des Weibchens lebenden Männchen von Portunion zeigt jene eigenthümliche Umgestaltung nicht, welche er beim Weibchen erlitten hat. Er ist gestreckt, besitzt zwei Leberschläuche, einen Enddarm und einen After.

V. Nervensystem.

Das Nervensystem der Krebse ist ganz nach dem Typus desjenigen der Annulaten gebaut und muss von diesem abgeleitet werden. Die Resultate der vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Forschung geben uns die Berechtigung, folgende schematische Darstellung seines allgemeinen Aufbaues und ursprünglichen Beschaffenheit zu entwerfen, die sich an das Schema der allgemeinen Körpergliederung anschliesst. Im vordersten Segment des Körpers (Kopfsegment) liegt vor und über dem Schlund das aus zwei symmetrischen Seitenhälften bestehende Gehirn (oberes Schlundganglion), welches Nerven an das un-

paare Auge, die vorderen Antennen und die frontalen Sinnesorgane (siehe unten) abgiebt. Alle übrigen Segmente des Körpers besitzen je zwei einander in der ventralen Mittellinie sehr genäherte Ganglien (je ein Doppelganglion). Die beiden Ganglien eines jeden Segmentes (die beiden symmetrischen Hälften eines jedes Doppelganglions) sind mit einander durch eine Quercommissur und mit den entsprechenden Ganglien des nächstfolgenden und nächstvorhergehenden Segmentes durch eine Längscommissur verbunden. Die beiden vordersten Längscommissuren, welche das Doppelganglion des 2. Segmentes mit dem Gehirn verbinden, umfassen den Schlund. Es sind die Schlundcommissuren. Das gesammte Centralnervensystem besteht also, wie bei den Annulaten, aus dem Gehirn und dem gegliederten Bauchmark (Bauchganglienkette), dessen Gliederung der Gliederung des Körperstammes entspricht. — Von jedem Doppelganglion des Bauchmarkes gehen Nerven an die Stammesmusculatur des betreffenden Segmentes und an die Musculatur des Gliedmaassenpaares ab, mit welchem das Segment ausgestattet ist. Es wäre also vorhanden: ein Doppelganglion für das 2. Antennenpaar (im 2. Segment), ein ebensolches für die beiden Mandibeln (im 3. Segment), zwei Ganglienpaare für das vordere und hintere Maxillenpaar (im 4. und 5. Segment) und so fort, je ein Ganglienpaar in jedem folgenden Segment für das betreffende Gliedmaassenpaar.

Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass die Annahme eines besonderen Ganglions für die hinteren Antennen noch nicht ganz sicher begründet ist. Es wäre dieses Ganglion dem unteren Schlundganglion und das ihm entsprechende Segment dem ersten Rumpfsegment der Annulaten zu vergleichen. Bei den meisten Krebsen entspringen aber die Nerven für die hinteren Antennen nicht aus distinkten Ganglien, sondern von den Schlundcommissuren; ihre Ursprungsstellen sind sogar bei den höheren Krebsen bis an das Gehirn herangerückt. Doch sprechen manche gewichtige Gründe, die nachher angeführt werden sollen, zu Gunsten der Annahme eines ursprünglich distinkten Ganglienpaares und eines besondern Segmentes der hinteren Antennen.

Die zum Theil sehr wichtigen und auffallenden Abweichungen von dem Schema des Krebsnervensystems, welche wir bei den verschiedenen Abtheilungen der Crustaceen antreffen können, lassen sich auf folgende Faktoren zurückführen.

1. Fortschreitende Annäherung der beiden Ganglien eines Doppelganglions durch Verkürzung der sie verbindenden Quercommissur und schliessliche Verschmelzung derselben zu einem Ganglion, das dann häufig noch äusserlich, immer aber im feineren Bau die Zusammensetzung aus zwei seitlichen Ganglien erkennen lässt.

2. Annäherung und Aneinanderlagerung der die aufeinanderfolgenden Ganglien verbindenden Längscommissuren.

3. Annäherung und Aneinanderlagerung aufeinanderfolgender Ganglien unter Verkürzung der Längscommissuren. Diese kann bis zur Verschmelzung aufeinanderfolgender Ganglien zu einer Ganglienmasse führen, an der die ursprüngliche Zusammensetzung aus mehreren Ganglien bald deutlich, bald gar nicht oder nur sehr undeutlich zu erkennen ist.

4. Verlagerungen und Verschiebungen von Ganglien in der Längsrichtung des Körpers, gewöhnlich in der Richtung von

hinten nach vorn. Es können Ganglien aus ihren Segmenten in andere Segmente verlagert sein.

5. Verschiebungen der Stellen, an welchen Nerven aus dem Bauchmarke austreten. Diese Verschiebungen betreffen indessen wahrscheinlich nie den letzten Ursprung der Nerven in den Centren des Nervensystems.

6. Gänzlicher Ausfall von Ganglien. Ein solcher dürfte mit Sicherheit nur bei hintersten Ganglien des Körpers zu constatiren sein.

Alle diese Veränderungen gehen Hand in Hand mit Umbildungen der Gesammtorganisation, besonders mit Modificationen in der Gliederung des Stammes und in der Ausbildung der Extremitäten, wofür in der folgenden Darstellung einige Belege mitgetheilt werden sollen. Bei Jugendstadien vieler Krebse sind häufig gewisse Ganglien noch getrennt, die bei den erwachsenen Thieren verschmolzen sind. Es erhellt daraus, wie wichtig die Kenntniss der Ontogenie für die morphologische Auffassung des Nervensystems ist.

Was die Concentration des Nervensystems (die Verschmelzung ursprünglich gesonderter Ganglien zu grösseren Ganglienmassen) anbetrifft, so lässt sich dieselbe innerhalb der meisten natürlichen Krebsabtheilungen beobachten. Im Interesse der Uebersichtlichkeit stelle ich bei jeder Krebsgruppe das am reichsten gegliederte Nervensystem in den Vordergrund, während die Beschreibung der abweichenden, concentrirten oder vereinfachten Nervensysteme durch kleinen Druck unterschieden werden soll.

Entomostraca.

Unserem oben aufgestellten Schema des Krebsnervensystems entspricht am meisten das Nervensystem der Phyllopoden (Fig. 237 D), speciell der Branchiopoden (Branchipus, Artemia). Die Quercommissuren zwischen den Ganglien des Bauchmarks sind ziemlich breit, und so erhält das ganze Bauchmark den Charakter eines Strickleiternervensystems. Die beiden Ganglien eines Doppelganglions stehen durch zwei Quercommissuren mit einander in Verbindung. Als besonders wichtig muss hervorgehoben werden, dass die Ganglienpaare für die Mundgliedmaassen, d. h. für die Mandibeln und Maxillen, sich gesondert erhalten haben. Hinter diesen 3 Ganglienpaaren folgen (bei Branchipus) die 11 Ganglienpaare der beintragenden Segmente, dann 2 Ganglienpaare in den Genitalsegmenten. Dahinter kommen Ganglien nur noch als Rudimente in den beiden vordersten Segmenten vor.

Die Nerven für die hinteren Antennen entspringen aus der Schlundcommissur, welche mit einem Ganglienzellbeleg versehen ist, der um so mehr für das Ganglion der 2. Antennen gehalten werden kann, als vor dem Mandibelganglion und hinter dem Schlunde die Schlundcommissuren durch eine doppelte Quercommissur verbunden sind, welche den doppelten Quercommissuren der übrigen Bauchmarksganglien entspricht.

Vom Gehirn entspringen die Nerven für das unpaare Stirnauge, für die paarigen Stielaugen und für die vorderen Antennen.

Entsprechend der stark reducirten Gliederung des ganzen Körpers der Cladocera ist auch die Gliederung des Centralnervensystems dieser Phyllopoden eine viel weniger reiche. Das strickleiterförmige Bauchmark besteht aus 7 Ganglienpaaren, von denen das vorderste (untere Schlundganglion) die Mandibeln und Maxillen, die 6 übrigen die 6 Beinpaare innerviren. Vor dem unteren Schlundganglion findet sich auch hier eine

die Schlundcommissuren verbindende Quercommissur. Der Nerv für die 2. Antennen entspringt aus dem unteren Schlundganglion. Bei Leptodora sind die 6 Bauchganglien beim erwachsenen Thier zu einer Bauchganglienmasse verschmolzen, während sie bei jungen Thieren noch ziemlich deutlich gesondert erscheinen.

Das Nervensystem der Ostracoden bedarf einer erneuten Untersuchung. Das auf das Gehirn und die Schlundcommissuren folgende Bauchmark von Cythere soll aus einem unteren Schlundganglion und 4 darauf folgenden Bauchganglien bestehen. Das untere Schlundganglion soll eine Zusammensetzung aus zwei Ganglien erkennen lassen und die Kiefer innerviren, die 3 darauf folgenden Ganglien sollen Nerven an die Fusspaare, das letzte Ganglion Nerven an den hintersten Körperabschnitt und den Geschlechtsapparat abgeben.

Dem gegenüber erscheint das Bauchmark von Halocypris stark concentrirt. Es besteht aus einer unteren Schlundganglienmasse mit Nerven an die Kiefer und Maxillarfüsse und einem weiteren, sich daran anschliessenden kleinen Bauchganglion. Aus letzterem entspringen 2 Nervenpaare, welche wahrscheinlich die Musculatur der Füsse und des Abdomens innerviren.

Bei den verschiedenen Abtheilungen der Copepoden zeigt das Centralnervensystem verschiedene Abstufungen von einem mehr decentralisirten Verhalten bis zu der sehr weitgehenden Verschmelzung von Gehirn und Bauchmark zu einer einzigen, vom Schlunde durchbohrten Ganglienmasse. Am vollständigsten ist die Gliederung bei den frei schwimmenden Copepoden, von denen alle übrigen abzuleiten sind. Bei den Calaniden z. B. treffen wir, abgesehen vom Gehirn, ein Bauchmark, welches aus 7 Ganglienanschwellungen besteht und sich mehr oder weniger weit in das Abdomen hinein erstreckt.

Bei anderen freilebenden Copepoden reducirt sich die Zahl der Ganglien, die Abdominalganglien werden klein oder fallen ganz aus. Aber schon bei den Corycaeiden (Fig. 237 H) haben wir es nur mit einer einzigen den Schlund umgebenden Ganglienmasse zu thun, von welcher die Nerven zu den Sinnesorganen, Extremitäten, der Musculatur des Stammes u. s. w. ausstrahlen. Einen ähnlichen concentrirten, zum Theil aber auch reducirten Zustand lässt das Nervensystem bei verschiedenen exquisit parasitischen Copepoden erkennen.

Relativ hoch entwickelt ist das Nervensystem der sich an die echten Copepoden eng anschliessenden Karpfenläuse (Arguliden) (Fig. 237 G). Das gedrungene Bauchmark besteht aus 6 Ganglien mit stark verkürzten Längs- und Quercommissuren. Die 4 hinteren versorgen die 4 Beinpaare, die 2 vorderen die Kiefer, Kieferfüsse und Klammerfüsse. An der Ursprungsstelle der Schlundcommissuren aus dem Gehirn finden sich 2 Ganglienanschwellungen, von welchen die Nerven der 2. Antennen abgehen.

Unter den Cirripedien ist das Nervensystem bei den Lepadiden am reichsten gegliedert. Sie besitzen ein Gehirn, lange Schlundcommissuren und 5 odes 6 Bauchganglien. Aehnlich verhält sich das Nervensystem der sogenannten cyprisähnlichen Larven, doch nur derjenigen unter ihnen, die sich zu hermaphroditischen Individuen entwickeln.

Dagegen besitzen die sogenannten complementären Männchen der Lepadiden und ihre cyprisähnlichen Larven nur ein Gehirnganglion

Fig. 237.

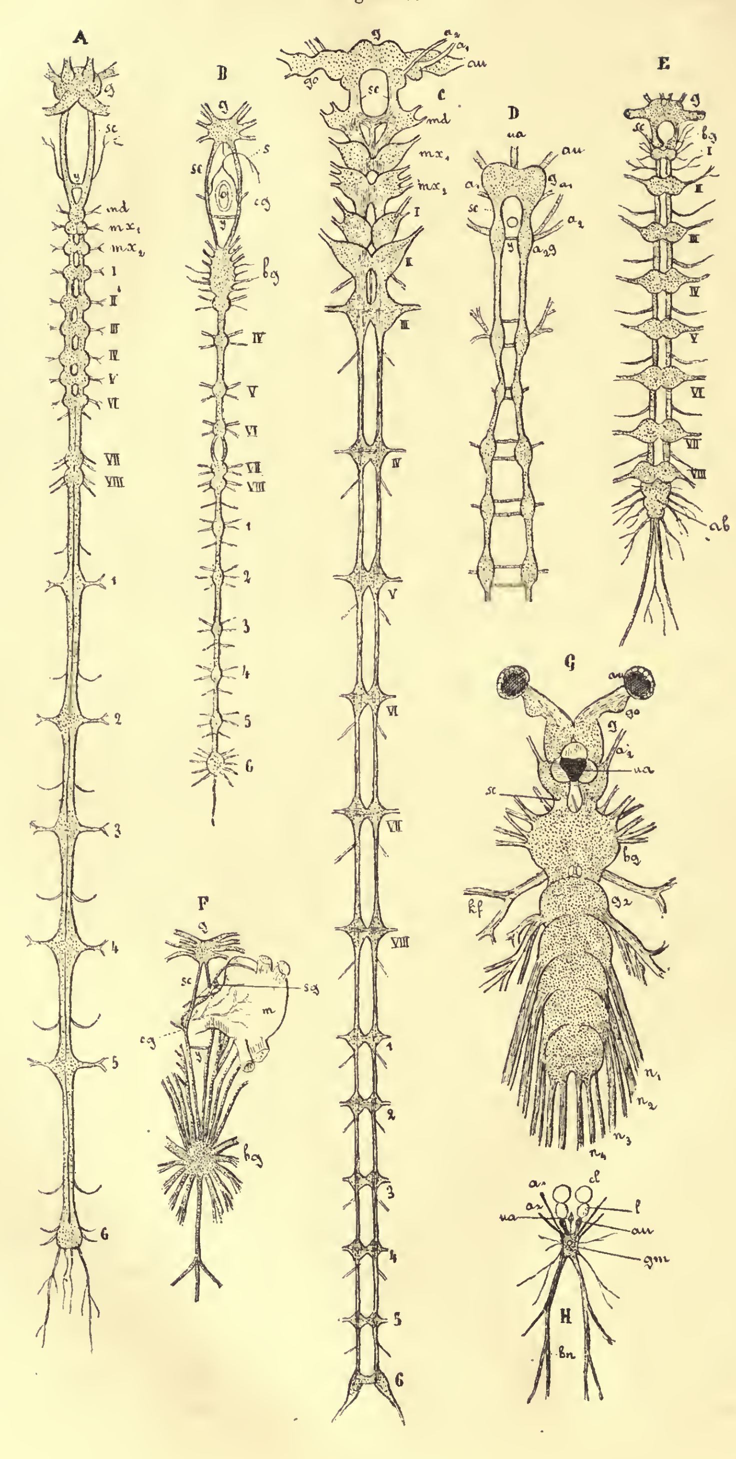


Fig. 237. *A—H* **Centralnervensysteme verschiedener Krebse.** *A* von **Euphausia pellucida** (nach G. O. SARS). *B* von **Astacus fluviatilis** (nach VOGT und YUNG). *C* von **Apseudes Latreillii** (nach verschiedenen Figuren von CLAUS combinirt). *D* von **Limnadia** (nach KLUNZINGER). Vorderer Theil. *E* von **Asellus aquaticus** (nach G. O. SARS). *F* von **Maja squinado** (nach MILNE EDWARDS). *G* von **Argulus Corregoni** (nach CLAUS). *H* von **Sapphirina Edwardsii** (nach HAECKEL). *gg* Gehirn, *au* Nerven der paarigen Augen, *ua* unpaares Auge mit seinem Nerven, *go* Ganglion opticum, a_1 Nerv der 1. Antenne, a_2 der 2. Antenne, *sc* Schlundcommissuren, *y* postoesophageale Quercommissur derselben (Commissur der Antennenganglien ?), a_2g Ganglion der 2. Antenne (in *D*), *md* Mandibelganglion, mx_1, mx_2 Ganglien des 1. und 2. Maxillenpaares, *I—VIII* Thoracalganglien, *bg* unteres Schlundganglion, bestehend aus mehreren verschmolzenen Ganglien, 1—6 Abdominalganglien, *s* sympathisches Nervensystem, *sg* Ganglion desselben, *cg* Commissuralganglion, *m* Magen, *ab* verschmolzene Abdominalganglien (in *E*); bei *G* bedeutet g_2 2. Bauchganglion, n_1—n_4 Nerven für die 4 Beinpaare, *kf* Nerv für den Klammerfuss; in *H* bedeutet *gm* die vom Schlunde durchbrochene Ganglienmasse (verschmolzenes Gehirn und Bauchmark), *cl* Cornealinse, *l* Linse, *bn* hintere starke Nerven, von denen die Seitenäste zu den Beinpaaren abgehen.

(oberes Schlundganglion) und ein Thoracalganglion, welches allein den ganzen Bauchstrang repräsentirt. Bei den Balaniden sind die Bauchganglien zu einer einzigen grossen Bauchganglienmasse verschmolzen. Sehr weit geht die Rückbildung des gesammten Nervensystems bei den durch Parasitismus so stark degenerirten Rhizocephalen (Sacculina, Peltogaster), wo es uns in Form eines einzigen Ganglions entgegentritt, von welchem verschiedene Nerven ausstrahlen (vergl. Fig. 249, p. 383). Dieses Ganglion soll nicht dem larvalen oberen Schlundganglion entsprechen, sondern bei der Bildung des erwachsenen Thieres neu entstehen.

Malacostraca.

I. Leptostraca. Die interessante, offenbar der Stammform sämmtlicher Malacostraken unter allen heute lebenden Vertretern dieser Unterklasse am nächsten stehende Gattung Nebalia besitzt ein ausserordentlich reich gegliedertes Nervensystem. Wenn diese reiche Gliederung einerseits an das Verhalten des Nervensystems der Phyllopoden (Branchiopoden) erinnert, so zeigt das Nervensystem von Nebalia doch anderseits (besonders im Bau des Gehirns) ausgesprochene Malacostraken-Charaktere. Die Ganglien für die hinteren Antennen sind an den Schlundcommissuren weit nach vorn gerückt und bilden, wie bei allen Malacostraken, die hinterste Abtheilung des Gehirns. Doch hat sich die ihnen entsprechende Quercommissur, hinter dem Schlund und vor der Quercommissur des Mandibelganglions, gesondert erhalten. An dem 17 Ganglienanschwellungen aufweisenden Bauchmark haben sich die Ganglien sämmtlicher Gliedmaassenpaare, auch der Mundesgliedmaassen gesondert erhalten. Wir finden also von vorn nach hinten: 1) ein Mandibelganglion, 2) und 3) zwei Maxillenganglien, 4) bis 11) acht Brustganglien und 12)—17) sechs Abdominalganglien. Bedeutungsvoll ist die Thatsache, dass auf die 6 Abdominalganglien bei der Larve noch eine kleine 7. Anschwellung folgt, welche dem 7. gliedmaassenlosen Abdominalsegment angehört und später gänzlich verschwindet. Diese Thatsache wird mit Recht so gedeutet, dass ursprünglich wohl mehr als 6 Pleopodpaare vorhanden gewesen sind.

Im Gegensatz zu dem strickleiterförmigen Nervensystem der Phyllopoden sind bei Nebalia die Ganglien eines Doppelganglions in der Medianlinie verschmolzen und die Längscommissuren aneinandergerückt. Letztere sind, entsprechend der Kürze der Thoracalsegmente, in der Brustregion äusserst kurz.

II. Arthrostraca. Anisopoda. Das reich gegliederte Nervensystem von Apseudes (Fig. 237 C) schliesst sich eng an dasjenige von Nebalia an. Auf das Gehirn und die Schlundcommissuren folgt ein suboesophagealer Abschnitt, an dem sich deutlich die einzelnen Ganglien für die Mandibeln, die beiden Maxillenpaare und das Kieferfusspaar unterscheiden lassen. Es ist wichtig, zu constatiren, dass sich hier das dem ersten Brustganglion von Nebalia entsprechende Kieferfussganglion enger an die vorausgehenden Ganglien anschliesst, entsprechend der beginnenden Umwandlung des ersten Brustfusspaares zu einem Kieferfusspaar. — Auf die 4 suboesophagealen Ganglien folgen 7 Doppelganglien für die Brust und 6 Abdominalganglienpaare, von denen das letzte, grösste wahrscheinlich zwei oder mehreren verschmolzenen entspricht. Das Ganglion für die hinteren Antennen ist an das Gehirn herangerückt, doch ist die ihm entsprechende Quercommissur hinter dem Schlunde (vor der Mandibelcommissur) noch deutlich nachzuweisen. Die Ganglien des Bauchmarks sind deutlich doppelt und durch zwei getrennte Längscommissuren verbunden.

Bei Tanais scheinen im Bauchmark schon Verschmelzungen und Verschiebungen stattgefunden zu haben. Das Bauchmark soll hier blos zwölf Ganglien aufweisen.

Isopoda. Unter den echten Isopoda schliessen sich manche Gattungen (wie Sphaeroma, Idothea, Glyptonotus) in der reichen Gliederung des Nervensystems eng an Apseudes an. Bei Sphaeroma findet sich sogar noch ein 7. Abdominalganglion. Die Duplicität des Centralnervensystems ist überall mehr oder weniger deutlich ausgesprochen. Die den Ganglien des 2. Antennenpaares entsprechende Quercommissur scheint mehr oder weniger eng mit der Mandibelcommissur verschmolzen zu sein.

Bei zahlreichen Isopoden kommt es im Bauchmark zu Verschmelzungen, Verschiebungen und Reduktionen von Ganglienpaaren: es verschmelzen zunächst die Mandibel-, Maxillen- und Kieferfussganglien zu einer untern Schlundganglienmasse. Dann kann sich vornehmlich auch die Zahl der Abdominalganglien reduciren. Bei manchen Isopoden kommen 5 Abdominalganglien vor, bei andern (Porcellio, Oniscus, Asellus, Fig. 237 E) findet sich als Rest des abdominalen Bauchmarks nur noch eine sich an das letzte Brustganglion anschliessende Ganglienanschwellung, und bei noch andern wird auch diese vermisst.

Seltener reducirt sich die Zahl der gesonderten Brustganglien.

Bei den durch Parasitismus besonders stark modificirten Entonisciden (Portunion Maenadis) finden wir ausser dem Gehirn (welches sich überall erhält) noch 2 Thoracalganglien und ein von diesen weit entferntes, unter dem Herzen gelegenes Abdominalganglion, während bei den nicht minder stark modificirten, parasitischen Bopyriden noch 7 Thoracalganglien vorkommen sollen.

Amphipoden. Hier kommt es in allen Fällen zu einer Verschmelzung der vordersten Ganglien des Bauchmarks, so dass das Nervensystem nirgends mehr jene Gliederung aufweist, die wir bei manchen Isopoden antreffen. Am Nervensystem der Gammariden unterscheiden wir noch, abgesehen vom Gehirn, ein aus mehreren verschmolzenen Ganglien bestehendes unteres Schlundganglion, ferner 7 Brustganglien in den 7 freien Brustsegmenten und 4 Abdominalganglien in den 4 vorderen Abdominalsegmenten.

Bei Phronima geht die Centralisation schon weiter. Es finden sich nur 5 Brustganglien hinter der suboesophagealen Ganglienmasse, die ihrerseits aus 6 mit einander verschmolzenen Ganglien besteht. Von den 4 Abdominalganglien geht das letzte aus der Verschmelzung von 3 im Embryo noch gesonderten Ganglien hervor. Nicht nur die Abgangsstellen der Nerven für die 2. Antennen, sondern auch diejenigen aller Kiefernerven sind nach vorne auf die Schlundcommissuren verschoben. Das Nervensystem mancher Hyperiden stimmt mit demjenigen von Phronima überein. — Bei andern aber geht die Concentration weiter, indem das letzte Brustganglion mit dem vorletzten und ebenso das letzte Abdominalganglion mit dem vorletzten verschmelzen kann. Im extremsten Falle finden wir also dann eine untere Schlundganglienmasse, 4 Thoracal- und 3 Abdominalganglienpaare. — Bei den Caprelliden enthält das verkümmerte Abdomen keine Ganglien. Ausser dem Gehirn und dem untern Schlundganglion, welches die Mandibeln, Maxillen und Kieferfüsse versorgt, finden wir 7 Thoracalganglien, von denen das 7. hinter dem 6. im vorletzten Thoracalsegment liegt. An das 7. Brustganglion schliessen sich noch 3 kleine zum Abdomen gehörige Ganglien dicht an. Beim jungen Thier kommen noch 4 Paar Abdominalganglien zur Anlage, die dann zu den 3 kleinen Ganglien des erwachsenen Thieres verschmelzen.

III. Thoracostraca. Bei manchen Schizopoden (Euphausia Fig. 237 A, Boreomysis) scheinen sich noch alle Ganglien für die Mund- und Brustgliedmaassen, 11 an der Zahl, gesondert erhalten zu haben.

Bei andern reducirt sich die Zahl derselben offenbar durch Verschmelzung ursprünglich gesonderter Ganglien. Bei Gnathophausia finden wir ausser dem unteren Schlundganglion (das höchst wahrscheinlich aus den verschmolzenen Mandibel- und Maxillenganglien besteht) noch 8 Thoracalganglien, bei Eucopia nur noch 6. Wahrscheinlich hat sich hier das vorderste Brustganglion mit dem untern Schlundganglion und das letzte Brustganglion mit dem vorletzten vereinigt. Letzteres wird dadurch wahrscheinlich gemacht, dass im letzten Thoracalsegment kein Ganglion vorkommt. Bei Mysis (relicta) sollen die Brustganglien sogar zu einem Längsstrang verschmolzen sein. — Die Schlundcommissuren sind bei manchen Schizopoden (Euphausia, Boreomysis) unmittelbar hinter dem Schlunde und vor dem vordersten Bauchganglion durch eine Quercommissur verbunden, welche vielleicht der schon vielfach erwähnten Commissur der Ganglien der hintern Antennen entspricht.

Sämmtliche Schizopoden scheinen 6 Abdominalganglien zu besitzen. Die Nerven, welche die Stammesmusculatur des Abdomens versorgen, gehen von den Längscommissuren in der Mitte zwischen 2 aufeinanderfolgenden Ganglien ab. Dieses Verhalten dürfte wohl für alle Thoracostraken charakteristisch sein.

Bei den Cumaceen (Diastylis) besteht das Bauchmark aus 16 Ganglienpaaren, von diesen versorgen die 3 vordersten nahe aneinandergerückten die Mundesgliedmaassen. Darauf folgen 7 Thoracal- und 6 Abdominalganglienpaare.

Sehr deutlich lässt das Nervensystem der Stomatopoden in seiner Gliederung die engen Beziehungen zur Gliederung des Körpers erkennen. Im Cephalothoracaltheil des Bauchmarks haben sich nur die 3 Ganglien der 3 hintersten Thoracalsegmente gesondert erhalten, jener Segmente, welche, vom Kopfbrustschild unbedeckt, die spaltsästigen

Gehfüsse tragen. Alle andern vorausgehenden Ganglien sind zu einer grossen untern Schlundganglienmasse vereinigt. Die Schlundcommissuren sind sehr lang und zeigen hinter dem Schlunde die schon mehrfach erwähnte Quercommissur. Auf die 3 hintern Thoracalganglien folgen die für die Thoracostraca charakteristischen 6 Abdominalganglien.

Decapoden. Hier finden wir sehr verschiedene Stufen der Concentration von dem noch ziemlich reich gegliederten Nervensystem der Macruren bis zu dem Nervensystem der Brachyuren, in welchem alle Ganglien des Bauchmarks zu einer einzigen Brustganglienmasse verschmolzen sind. Ich wähle als Typus der Macruren den Flusskrebs, Astacus fluviatilis (Fig. 237 B). Das hoch entwickelte Gehirn liefert die Nerven für die Augen, die vorderen Antennen und in seinem hintern Theile für die hintern Antennen. Die Schlundcommissuren sind ansehnlich lang, hinter dem Schlunde durch eine Quercommissur verbunden. Im Verlaufe jeder Schlundcommissur liegt ein kleines Ganglion, das sogen. Commissuralganglion. Von diesen beiden Commissural-Ganglien gehen verschiedene Nerven ab, unter denen besonders die Eingeweidenerven und die Nerven der Mandibeln hervorzuheben sind. Letztere wurzeln freilich in dem untern Schlundganglion, sind aber bis zum Commissuralganglion mit den Schlundcommissuren vereinigt. Die Schlundcommissuren münden hinter dem Schlunde in eine untere Schlundganglienmasse ein, welche aus den 6 vereinigten Ganglien der Mandibeln, Maxillen und der 3 Kieferfusspaare besteht. Die letzte Anschwellung dieser suboesophagealen Ganglienmasse (diejenige nämlich, welche dem 3. Kieferfusspaare entspricht) ist ziemlich deutlich abgesetzt. Folgen die 5 deutlich gesonderten, ansehnlichen Brustganglien für die 5 hintern Thoracalsegmente und ihre Extremitäten (die Gehfüsse) von denen das 4. und 5. Ganglion einander sehr genähert sind. Im Abdomen stossen wir auf 6 Ganglien, das letzte ist das grösste und dürfte wohl, wie bei allen Malacostraken, aus 2 oder gar mehreren ursprünglich getrennten Ganglien hervorgegangen sein. — Wie bei fast allen übrigen Thoracostraken sind beim Flusskrebs die beiden Ganglien eines ursprünglichen Doppelganglions und die Längscommissuren zwischen den aufeinanderfolgenden Ganglien des Bauchmarks so innig mit einander in der ventralen Mittellinie vereinigt, das der Charakter der Duplicität äusserlich verloren geht. Nur zwischen dem zweit- und drittletzten Brustganglion weichen die Längscommissuren auseinander, um die Sternalarterie zwischen sich durchtreten zu lassen.

Bei einigen Macruren kommt es zur Verschmelzung der beiden hintersten Brustganglien, oder sogar zur dichten Aneinanderlagerung aller Cephalothoracalganglien (Garneelen, Palinurus). Doch bleiben hier die 6 Abdominalganglien getrennt, während bei den Paguriden, entsprechend der grössern Reduction des Abdomens, nur noch ein Abdominalganglion vorhanden ist. Schliesslich gelangen wir zu den Brachyuren (Fig. 237 F), bei welchen, der starken Reduktion des Abdomens und der Concentration des Cephalothorax entsprechend, das ganze Bauchmark zu einem grossen Brustknoten zusammengeflossen ist, von welchem zahlreiche Nerven strahlenförmig nach allen Seiten abgehen.

Sympathisches Nervensystem. Ein solches scheint bei sämmtlichen Malacostraken vorzukommen, ist wenigstens bei Vertretern der drei Hauptabtheilungen der Malacostraken, der Leptostraken, Ar-

throstraken und Thoracostraken, in ziemlich übereinstimmender Weise beobachtet worden. Beim Flusskrebs entspringt aus dem Commissuralganglion jederseits mit doppelter Wurzel ein Nerv, welcher nach vorn zu der Oberlippe hinzieht und zu Seiten des Oesophagus in die Höhe steigt. Die beiden Nerven vereinigen sich an der Oberseite des Magens zu einem medianen Nerven, der zu einem Ganglion anschwillt. Von diesem aus zieht ein sich verzweigender Nerv nach hinten, welcher sich an der Magenwand ausbreitet und Zweige an die Leber, wahrscheinlich auch an das Herz abgiebt. Das sympathische Nervensystem steht ausserdem noch durch einen unpaaren Nerven mit dem hintern Theil des Gehirns in Verbindung.

Ein so hoch entwickeltes sympathisches Nervensystem scheint den Entomostraken zu fehlen. Doch ist zu bemerken, dass bei Phyllopoden (Branchipus) aus den Schlundcommissuren jederseits ein Nerv entspringt, welcher an die Oberlippe herantritt. Beide Nerven vereinigen sich mit einander zu einem Lippenring, der mit einem medianen Ganglion in Verbindung steht und Nerven an die Oberlippe, die Muskeln des Schlundes u. s. w. abgiebt.

Bau des Gehirns. Das Gehirn der Crustaceen erhebt sich innerhalb dieser Abtheilung auf eine sehr hohe Stufe der Complication. Diese Complication, welche bei den Decapoden ihren Höhepunkt erreicht, äussert sich in einer verwickelten Anordnung der Ganglienzellenmassen und der Faserzüge und drückt sich äusserlich durch Lappenbildungen aus. Es ist wahrscheinlich, dass das Gehirn der Vorfahren der Krebse die Centren für das unpaare Stirnauge, für die vordern Antennen und vielleicht auch für die frontalen Sinnesorgane, die Faserverbindungen dieser Centren unter sich und mit den Schlundcommissuren, sowie die vordern Querverbindungen der Schlundcommissuren enthielt. — Eine höhere Complication wird bei den meisten heute lebenden Krebsen (allen Malacostraken und vielen Entomostraken) bedingt 1. durch das Auftreten der paarigen Augen und 2. dadurch, dass die ursprünglich suboesophagealen Ganglien der hintern Antennen sich von hinten an das Gehirn anschliessen. Wir können in diesem Falle drei Hauptregionen im Gehirn unterscheiden: erstens eine vordere Region (Vorderhirn) mit den Centren für das unpaare Auge (wo dasselbe persistirt) und für die paarigen Augen. Die Sehnerven der letzteren, deren Fasern bei den höheren Krebsen im Gehirn ein Chiasma (Kreuzung) bilden, treten jederseits in ein oft sehr voluminöses Augenganglion ein, welches den ansehnlichsten accessorischen Lappen des Vorderhirnes darstellt. Daneben zeigt das Vorderhirn, besonders bei den höheren Malacostraken, noch andere Lappenbildungen. An das Vorderhirn schliesst sich ein Zwischenhirn an, welches die Centren für die Nerven der vorderen Antennen enthält. Die hinterste Region des Gehirns (Hinterhirn) wird gebildet durch die Ganglien für die hinteren Antennen, deren quere Faserbrücke hinter dem Schlunde zu suchen ist und sich hier auch, wie es scheint, noch vielfach als gesonderte Quercommissur zwischen den Schlundcommissuren erhalten hat.

Im Bauchmark von Thoracostraken kommen ähnliche Neurochordstränge oder riesige Nervenröhren vor, wie sie uns schon von den Annulaten her bekannt sind. Auch ein intermediärer Nerv ist hie und da in geringer oder grösserer Ausdehnung im Bauchmark zur Beobachtung gelangt.

VI. Sinnesorgane.

A) Augen

sind im Allgemeinen bei den Krebsen wohl entwickelt und zeigen vornehmlich bei den Malacostraken, aber auch bei manchen Entomostraken einen hohen Grad von Complication. Sehorgane fehlen oder sind im erwachsenen Zustande verkümmert bei den meisten parasitischen und bei den festsitzenden Krebsen (Cirripedien), dann bei manchen Tiefseebewohnern und an dunklen Orten sich aufhaltenden Formen.

Wenn wir von einigen ganz abseits und isolirt dastehenden Augenformen, die bei gewissen Krebsen vorkommen, absehen, so können wir 2 Arten von Crustaceenaugen unterscheiden, die gleichzeitig bei einem und demselben Thiere vorkommen können: 1) das unpaare Stirnauge (Nebenauge) und 2. die paarigen Seitenaugen (Hauptaugen). Beide gehören dem Kopfe an. Das unpaare Auge liegt über dem Gehirn, die paarigen zu Seiten desselben.

Das unpaare Auge kommt den jungen Larvenformen aller Krebse zu (Naupliusauge); allgemein erhält es sich bei den Entomostraken auch im erwachsenen Zustande, bald wohl entwickelt, bald im verkümmerten Zustande. Bei den Malacostraken wird es im Laufe der Entwicklung rückgebildet. Aus der ganz allgemeinen Verbreitung des unpaaren Auges bei Entomostraken und jungen Malacostrakenlarven können wir schliessen, dass dasselbe schon bei den Vorfahren der heutigen Krebse vorhanden war.

Paarige Augen kommen allen Malacostraken und vielen Entomostraken zu. Sie sind entweder bewegliche Stielaugen oder unbewegliche Sitzaugen. Die erstern sind aus ungestielten Augen so hervorgegangen zu denken, dass die die Augen zunächst umgebende Kopfpartie sich vom übrigen Kopf abhob, abgliederte und zum Augenstiel wurde. Früher wurden die Stielaugen vielfach, aber mit Unrecht, als einem Extremitätenpaar entsprechend angesehen. — Bei der Entwicklung der Krebse treten die paarigen Augen immer viel später auf als das unpaare Auge, und es ist Grund zu der Annahme vorhanden, dass das unpaare Auge phylogenetisch älter ist als das paarige. — Ich will jetzt eine kurze Uebersicht über das Vorkommen und die Verbreitung der paarigen oder Hauptaugen geben.

Entomostraken. Phyllopoden. Bei den Estheriden und Apusiden sind die paarigen Augen in der Mittellinie zusammengerückt. Die Branchipoden haben bewegliche Stielaugen. Die beiden Hauptaugen der Cladoceren sind in der Mittellinie zu einem zitternden Stirnauge verschmolzen, welches indessen bei Monospilus fehlt. Ostracoden. Die Cypridiniden besitzen neben dem unpaaren Auge paarige bewegliche Seitenaugen. Auch bei andern Ostracoden (Cypriden, Cytheriden) kommen paarige Augen vor, die miteinander zu einem unpaaren Auge verschmelzen können. Ob sie aber den paarigen Augen der übrigen Krebse entsprechen, ist noch nicht ermittelt. Copepoden. Die mit den echten Copepoden nahe verwandten Karpfenläuse besitzen ausser dem unpaaren Auge 2 grosse Seitenaugen. Bei den echten Copepoden fehlen letztere gewöhnlich, doch kommen z. B. bei Pontelliden auch paarige Augen vor, die vielleicht den Seitenaugen der übrigen Krebse entsprechen. Die paarigen Augen der Corycaeiden hingegen lassen sich nicht leicht mit denjenigen

anderer Krebse vergleichen. Es ist indessen nicht unwahrscheinlich, dass die Stammformen der Copepoden paarige, zusammengesetzte Augen besassen, so dass das Fehlen derselben bei den meisten heute lebenden Copepoden ein secundäres Verhalten darstellen würde. Cirripedien. Bei den erwachsenen Thieren fehlen paarige Augen durchgängig, dagegen ist die cyprisähnliche Larve der festsitzenden Cirripedien mit grossen Seitenaugen versehen.

Malacostraken. Ueberall kommen paarige Seitenaugen vor. Diese sind gestielt bei den Leptostraken und allen Thoracostraken mit Ausnahme der Cumaceen, deren sitzende Augen meist medianwärts verschmolzen sind, aber auch ganz fehlen können. Bei den Arthrostraken, die man auch als Edriophthalmata den übrigen Malacostraken, den Podophthalmata gegenübergestellt hat, sind die Augen sitzend. Die Thatsache, dass schon bei Phyllopoden (Branchipus) bewegliche Stielaugen vorkommen, und dass die der gemeinsamen Stammform der Malacostraken jedenfalls am nächsten stehenden Leptostraken (Nebalia) mit gestielten Augen versehen sind, lässt es im Verein mit andern Momenten wahrscheinlich erscheinen, dass auch die paarigen Augen der Arthrostraken einst gestielt gewesen sind.

Unter den Amphipoden zeigen die Phronimiden eigenthümliche Verhältnisse. Sie besitzen zwei Paar zusammengesetzte Augen, ein Paar am Scheitel und ein Paar in der Wangengegend. Die beiden Augen einer Seite dürften durch Theilung aus dem einzigen bei den Hyperiden sehr umfangreichen Seitenauge der Amphipoden hervorgegangen sein.

Bau der Augen. Die Struktur des unpaaren Auges (das früher als x-förmiger Augenfleck mit oder ohne lichtbrechende Körper bezeichnet wurde), welches wegen seiner allgemeinen Verbreitung bei den Entomostraken auch wohl Entomostrakenauge genannt wird, will ich am Beispiel des Stirnauges von Calanella mediterranea, eines freilebenden Copepoden, erläutern.

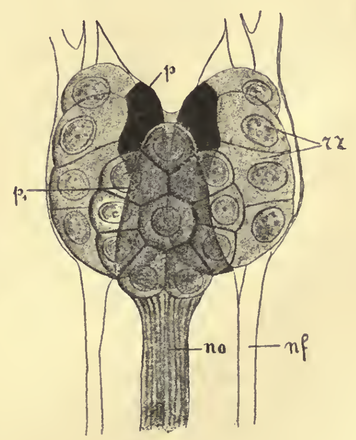


Fig. 238. **Auge von Calanella mediterranea ♀ juv., von unten** (nach GRENACHER). *p* Pigmentplatten des paarigen, p_1 des unpaaren Theils, *rz* Retinazellen, *no* Augennerv, *nf* Nervi frontales.

Das Stirnauge von Calanella (Fig. 238) besteht aus 3 miteinander vereinigten Einzelaugen, einem unpaaren, medianen und ventralen und zwei seitlichen dorsalen. Jedes Einzelauge ist aus einer Pigmentschale und einer dieser ein- und angelagerten, stark lichtbrechenden, durchsichtigen „Linse“ zusammengesetzt, welche jedoch diesen Namen nicht verdient. Sie wird nämlich von mehreren Zellen gebildet, von denen jede — man weiss noch nicht ganz sicher, ob an ihrer Aussen- oder an ihrer Innenseite — mit einer Faser des Augennerven in Verbindung steht und demgemäss als Retinazelle betrachtet werden muss.

Es lässt sich eine grosse Uebereinstimmung im Baue eines solchen Einzelauges mit einem Plathelminthenauge nicht verkennen.

Der dreitheilige Bau des unpaaren Crustaceenauges scheint für dasselbe allgemein charakteristisch zu sein. Bisweilen, z. B. bei Branchipus, treten vom Gehirn aus drei gesonderte Nerven an die drei Einzelaugen heran.

Der Bau der paarigen Seitenaugen der Krebse (der gestielten und ungestielten) ist ein viel complicirterer. Wir haben es hier mit den für die Arthropoden im Allgemeinen so charakteristischen zusammengesetzten Augen zu thun. Wenn sich auch in den einzelnen Abtheilungen der Krebse zum Theil nicht unbedeutende Modificationen und Complicationen in der Structur des zusammengesetzten Auges nachweisen lassen, so dürften wir es doch überall (mit wenigen, noch zu besprechenden Ausnahmen) mit homologen Sehwerkzeugen zu thun haben. Ich wähle für die Darstellung das paarige Auge von Branchipus, welches die typischen Organisationsverhältnisse des zusammengesetzten Auges in ziemlich einfacher Weise darbietet.

Das halbkugelförmige Auge von Branchipus (Fig. 239 B) sitzt auf dem beweglichen Augenstiel. Letzterer enthält den Sehnerven, welcher im Augenstiel zu einem Ganglion, dem Ganglion opticum, anschwillt, das man noch zum Gehirn rechnen muss. Auf das Augenganglion folgt distalwärts, nahe der Basis des Auges, ein zweites Ganglion, das Retinaganglion. Von den Nervenzellen dieses Retinaganglions strahlen gegen das Auge zu Nervenfasern aus. Das Auge selbst ist gegen die Füllmasse des Augenstieles zu durch eine dünne Basalmembran abgegrenzt. Die vom Retinaganglion ausstrahlenden Nervenfasern durchsetzen diese Basalmembran, um unmittelbar jenseits derselben in die Retinazellen einzutreten. Das Auge stellt die Hälfte einer Hohlkugel mit dicker Wandung dar, deren äussere Kugeloberfläche der äusseren Oberfläche des Auges, deren innere (concave) Oberfläche der Basalmembran entspricht. Es besteht aus zahlreichen dicht aneinandergelagerten, radiär angeordneten Einzelaugen. An jedem Einzelauge (Fig. 239 E) unterscheiden wir folgende drei Hauptbestandtheile:

1. Die Retinula (das dem Einzelauge zugehörende Theilstück der gesammten Retina des ganzen Auges). Sie ist an dem Einzelauge proximalwärts gelagert, d. h. sie folgt zunächst auf die Basalmembran.
2. Der Krystallkegel und
3. Die Hypodermiselemente mit der über ihnen liegenden Chitincuticula, welche am Arthropodenauge die Cornea darstellt.

A) Die Retinula besteht aus fünf langgestreckten, regelmässig um eine centrale Achse gruppirten Zellen, in deren proximales Ende eine Faser des Augennerven eintritt. Die Achse selbst wird gebildet durch ein röhrenförmiges Stäbchen, welches man als Rhabdom bezeichnet. Den 5 Zellen der Retinula ist in unmittelbarer Umgebung des Rhabdoms Pigment eingelagert, welches distalwärts in dem verdickten, die Kerne enthaltenden Zelltheile in so grosser Menge auftritt, dass in jeder Retinula eine distale Pigmentschicht zu Stande kommt. Ueber diese Schicht ragt jede Zelle noch mit einem pigmentfreien Endstück hinaus. Alle 5 Endstücke zusammen umfassen die proximalen Enden

B) der lichtbrechenden Krystallzellen. Diese sind 4 an der Zahl und bilden zusammen einen Kegel, der in seinem distalen Theile einen festen Krystallkörper, ein Ausscheidungsprodukt der Krystallzellen, einschliesst. Die Schicht der Krystallzellen des zusammengesetzten Auges wird

C) von der durchsichtigen und glatten Chitinhaut (Cornea) mit darunter liegenden Hypodermiszellen, einer Fortsetzung des allgemeinen Körperintegumentes, überzogen.

Um nun hier gleich die Hauptunterschiede zwischen dem Stielauge der höhern Krebse und demjenigen von Branchipus hervorzuheben, so

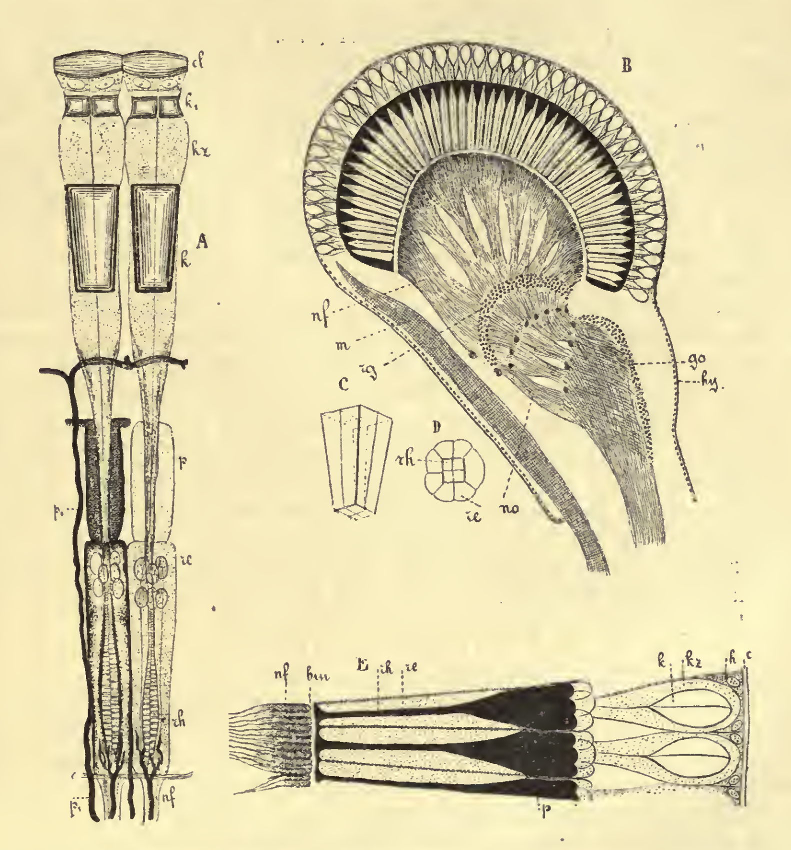


Fig. 239. **Zusammengesetztes Crustaceenauge.** *A* **2 Einzelaugen (Ommatidien) von Palaemon Squilla.** An dem Ommatidium rechts ist das Pigment entfernt. *C* **Krystallkörper eines Ommatidium,** aus 4 Stücken bestehend, isolirt. *D* **Querschnitt durch eine Retinula,** etwa in der Mitte ihrer Länge. *re* Retinulazellen, *rh* aus 4 Stücken bestehendes Rhabdom. *B* **Schnitt durch ein Stielauge von Branchipus.** *E* **2 Ommatidien desselben Thieres,** stärker vergrössert. (Fig. *A*, *C*, *D* nach GRENACHER, *B* und *E* nach CLAUS.) *c* Cornea (Cuticula), *cl* Cornealinsen, *hy* Hypodermiszellen, *k* Krystallkegel, k_1 äusserer Krystallkörper, *kz* Krystallzellen, *p* Pigment, p_1 in Fig. *A* Pigmentstränge, zwischen die Retinula von der Nervenfaserschicht her eindringend, *re* Retinula, *rh* Rhabdom, *nf* Nervenfasern, *bm* Basalmembran, *m* Muskel, *rg* Retinaganglion, *go* Ganglion opticum, *no* Nervus opticus.

betreffen dieselben erstens die Cornea und zweitens das Augenganglion. Am Stielauge der höhern Krebse ist die Cornea (Chitinhaut) über jedem Einzelauge etwas verdickt, so dass jeder zu einem Einzelauge gehörende Corneatheil (Corneafacette, Cornealinse) entweder an der inneren oder äusseren Seite, oder an beiden Seiten convex (Fig. 239 A *cl*) ist. Die Cornea erscheint dann, von der Fläche betrachtet, in regelmässig

polygonale Felder eingetheilt, von denen jedes einer Cornealinse und einem Einzelauge entspricht.

Das bei Branchipus einfache Ganglion opticum zerfällt bei den stieläugigen Malacostraken in 3 ebenfalls im Augenstiel gelegene Ganglien.

Im Einzelnen herrschen bei den Krebsen im Baue der zusammengesetzten Augen nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten, welche vornehmlich die Zahl der Zellen einer Retinula, die Zahl der Krystallzellen eines Einzelauges, die Zahl der Einzelaugen eines Gesammtauges, die specifische Anordnung der Elemente betreffen. 7 Retinulazellen besitzen die Decapoden und Isopoden, 5 die Branchiopoden und Amphipoden, 4 die Schizopoden. 5 Krystallzellen haben die Einzelaugen bei den Cladoceren, 4 bei den Decapoden und Branchiopoden, 2 bei den Isopoden, Amphipoden und Schizopoden. Bei den Isopoden finden sich nur wenige, nicht dicht aneinandergelagerte Einzelaugen (4 bei Asellus, 20 bei Porcellio). Die isolirt liegenden (sich nicht zu polygonalen Facetten abplattenden) Cornealinsen sind hier biconvex.

Jedes der beiden paarigen Augen der Corycaeiden besteht aus einem Einzelauge, das bei Corycaeus auffallend gross und lang ist. Das paarige Corycaeidenauge weicht in mancher Beziehung bedeutend von dem Einzelauge der zusammengesetzten Sehwerkzeuge der übrigen Krebse ab.

Bei den Euphausiden unter den Schizopoden kommen ausser den 2 zusammengesetzten Stielaugen noch sogenannte „accessorische Augen“ vor. Sie finden sich am Basalgliede des zweiten und vorletzten Rumpffusspaares, ferner in der ventralen Mittellinie des Abdomens und zwar je eines zwischen den beiden Pleopoden der 4 vordern Segmente. Ob diese Organe in die Kategorie der Sehwerkzeuge gehören, ist höchst zweifelhaft; sicher ist zunächst nur, dass sie leuchten.

B) Andere Sinnesorgane.

Die übrigen Sinnesorgane der Krebse will ich ganz kurz besprechen. Allgemein verbreitet sind erstens die als Riech- oder Spürorgane gedeuteten Gebilde und zweitens Tastorgane. Vielen Entomostraken kommen drittens sogenannte frontale Sinnesorgane (von unbekannter physiologischer Bedeutung) zu. Gehörorgane endlich besitzen sämmtliche Decapoden, vereinzelt sind sie indessen auch in andern Abtheilungen beobachtet worden. Andere als Sinnesorgane mit unbekannter Leistung gedeutete Gebilde müssen wir wegen ihres ganz sporadischen Vorkommens und zum Theil auch wegen unserer mangelhaften Kenntniss derselben mit Stillschweigen übergehen.

1. Specifische Tastorgane. Die Spitzen der Gliedmaassen, besonders solcher, welche zum Gehen oder zum Erfassen der Nahrung dienen, sind mehr als die übrige Körperfläche der Sitz eines feineren Tastgefühls. In den speciellen Dienst des Tastsinnes treten Hautanhänge, die man als Tastborsten bezeichnet. Diese finden sich vornehmlich an den Antennen, aber auch an andern Extremitäten und gelegentlich auch am Körperstamme. Die Tastborsten unterscheiden sich von andern Borsten, Stacheln u. s. w., welche fast ausschliesslich mechanische Arbeit verrichten, dadurch, dass an ihrer Basis eine oder wenige Ganglienzellen liegen, die durch Nervenfasern mit dem Gesammtnervensystem verbunden sind (Fig. 240 D).

2. Als Riech- oder Spürorgane werden blasse, zarte Kolben, Fäden, Schläuche oder Griffel (Fig. 240 A, B) gedeutet, welche oft zu

Büscheln oder Querreihen gruppirt, an den vordern Antennen der Krebse vorkommen. Seltener finden sich ähnliche Gebilde auch an den zweiten Antennen. Durchgängig treten sie im männlichen Geschlecht in grösserer Zahl auf als im weiblichen. Die Chitincuticula ist an der Basis dieser Riechfortsätze am dicksten, gegen das freie Ende zu wird sie dünn und zart. An die Basis eines jeden Riechfortsatzes tritt ohne Bildung einer Ganglienzelle eine Nervenfaser, die sich dann in dessen Inneres fortsetzt, ihn bis zum freien Ende durchziehend und ausfüllend. Die Nervenfasern stammen aus Ganglienzellen, die, in dem nämlichen oder vorhergehenden Gliede der Antenne liegend, dem Antennennerv angehören.

Ob die sogenannten Calceoli der Amphipoden Riechorgane sind oder vielleicht eine Art Gehörorgane darstellen, muss dahingestellt bleiben.

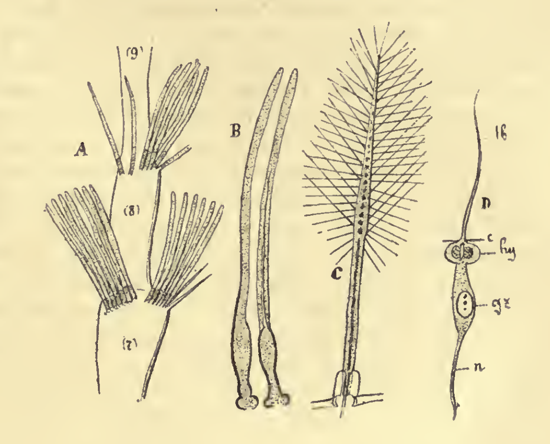


Fig. 240. *A* 7., 8. und 9. Glied einer 13-gliedrigen Geissel der vorderen männlichen Antenne von Nebalia mit den Riechschläuchen. *B* 2 Riechschläuche, stärker vergrössert. *C* Gefiederte Sinnesborste (Hörhaar) vom Metacarpalglied des drittletzten Thoracalfusspaares von Apseudes mit cuticularer Basalkapsel. *D* Tasthaar (*tb*) von Branchipus. *c* Körpercuticula, *hy* Hypodermiszellen der Borste, *gz* Ganglienzelle, *n* Nervenfaser. (Nach Claus.)

3. Frontale Sinnesorgane. Für diese in einem Paare vorkommenden Organe ist die Lage ganz an der Stirngegend in nächster Nähe des Gehirns charakteristisch. Es handelt sich um vorragende Fäden, Zapfen, Stäbchen oder andere cuticulare Anhänge, an die, gewöhnlich unter Bildung von Ganglienzellen, zwei Nerven, die Frontalnerven, herantreten. Bei Branchipus findet sich an Stelle des cuticularen Fortsatzes nur eine unansehnliche Verdickung der Cuticula mit darunter liegender, von Ganglienzellen umgebener grosser Hypodermiszelle. Frontale Sinnesorgane sind nicht nur bei Entomostraken und Entomostrakenlarven, sondern auch bei Malacostrakenlarven (Nauplien) zur Beobachtung gelangt und es lässt sich daraus der Schluss ziehen, dass sie sehr alte, schon bei der Stammform der Krebse vorhandene Bildungen sind.

4. Gehörorgane der Decapoden. Sie liegen am Basalglied der vorderen Antennen (Antennulae). Bei allen Decapoden haben wir es mit grubenförmigen Einsenkungen der Chitinhaut zu thun, die gewöhnlich offen bleiben, in einzelnen Fällen aber (Hippolyte) sich zu einer Blase schliessen können. Bei den offenen Hörblasen wird die Oeffnung häufig durch dichtstehende, von dem einen Rande entspringende Borsten, seltener durch eine dünne vorspringende Falte bedeckt. Die Hörgruben enthalten von aussen aufgenommene Sandpartikelchen, welche, wie die wahrscheinlich aus Fluorcalcium bestehenden Concremente in den geschlossenen Hörblasen, als Otolithen fungiren. Auf dem Boden

der Hörgruben oder auf der Innenwand der Hörblasen erheben sich gefiederte Hörhaare, und zwar 1) Otolithenhaare, welche die Otolithen tragen, und 2) häufig auch freie Hörhaare, welche frei in das Lumen der Hörgruben hineinragen. Die deutlich abgesetzte, angeschwollene Basis der Hörhaare ist äusserst zart und dünnwandig und ermöglicht bei Schalleinwirkungen eine ergiebige Erschütterung der Haare. Die Fasern des Hörnerven, der sich vom Antennennerv abzweigt und im Gehirn wurzelt, treten zunächst je in eine Ganglienzelle ein, dann spitzen sie sich zu einem Faden zu, der in das Hörhaar eintritt und sich nahe der Spitze desselben an ein stäbchenförmiges Körperchen anheftet.

Von den beiden geschlossenen Gehörblasen der Mysideen unter den Schizopoden pflegt man zu sagen, dass sie im Schwanze liegen. Genauer ausgedrückt, liegen sie in der Innenlamelle (Endopodit) des letzten Pleopodpaares, welches mit dem Telson zusammen die Schwanzflosse bildet. Ihr Bau weicht von dem der Decapodengehörorgane nicht wesentlich ab. Sie werden vom letzten Abdominalganglion aus innervirt.

Unter den Amphipoden besitzt Oxycephalus zwei oberhalb des Gehirnes liegende Gehörsäckchen, welche Otolithen enthalten.

Für die Auffassung der hier erwähnten Sinnesorgane der Decapoden, Schizopoden und Amphipoden als Gehörorgane liegt eine gewisse Berechtigung vor; doch darf nicht unerwähnt bleiben, dass neuere experimentelle Untersuchungen sehr zu Gunsten der Ansicht sprechen, dass sie mit zur Orientirung der Lage des Körpers, zur Regulirung des Gleichgewichtes dienen.

Gefiederte Borsten, welche ihrer Struktur nach grosse Uebereinstimmung mit den Hörhaaren der Decapoden zeigen, sind an den Antennen, aber auch an andern Körperstellen bei vielen Malacostraken beobachtet und vielfach für Gehörorgane gehalten worden. Doch schwebt diese Deutung noch in der Luft. Immerhin ist es wahrscheinlich, dass die Gehörorgane der Decapoden sich in der Weise phyletisch entwickelt haben, dass sich gefiederte Sinnesborsten lokalisirt und die sie tragenden Hautstellen grubenförmig eingesenkt haben. Für diese Auffassung spricht auch die Verwendung von fremden Sandpartikelchen als Hörsteinchen.

VII. Blutgefässsystem und Leibeshöhle.

Bei den Krebsen (und überhaupt bei den Arthropoden) finden wir kein geschlossenes Blutgefässsystem. Die mit eigenen Wandungen versehenen Theile des Circulationssystems stehen mit Blutlacunen in offener Communication. Diese Lacunen sind nicht mit eigenen Wandungen ausgestattet, sondern sind nur Lücken zwischen verschiedenen Organen des Körpers, sie stellen die Leibeshöhle dar.

Schema des Circulationssystems. Nach dem gegenwärtigen Stande der Crustaceenforschung dürfen wir uns das Circulationssystem bei der Stammform der Krebse im Wesentlichen folgendermaassen vorstellen. Ein contractiles, schlauchförmiges Rückengefäss (Herz), welches den Körper oberhalb des Darmes in der Mittellinie von vorn nach hinten durchzieht. Richtung des Blutstromes in diesem Rückengefäss: von hinten nach vorn, wie im Rückengefäss der Annulaten. In jedem Rumpfsegment des Körpers besitzt das Rückengefäss ein Paar seitlicher Spaltöffnungen, sogenannter Ostien, durch welche sein Binnenraum in offener

Communication steht mit einem das Rückengefäss umgebenden Blutsinus, dem Pericardialsinus, der selbst wieder einen Theil der Leibeshöhle darstellt. Die Blutflüssigkeit (Hämolymphe) tritt erstens durch eine Oeffnung am hinteren Ende des Rückengefässes und zweitens durch die seitlichen Ostien desselben aus dem Pericardialsinus in das Rückengefäss ein, verlässt dasselbe an seinem vordern Ende, durchströmt dann in rückläufiger Bewegung das Lacunensystem des Körpers, das sich bis unter die Haut des Stammes und der Extremitäten, wo die Respiration stattfindet, erstreckt und tritt dann wieder in den Pericardialsinus ein.

Blutgefässsystem der Entomostraken. Dem eben entworfenen Schema entspricht unter allen bekannten Krebsen am genauesten das Circulationssystem der Branchiopoden unter den Phyllopoden. Das contractile Rückengefäss (Herz) von Branchipus (Fig. 192, p. 292) durchzieht den ganzen Rumpf und besitzt in jedem Segment (mit Ausnahme des letzten) ein Ostienpaar, im letzten Segment aber ein terminales Ostium. Vorne setzt sich das Herz in eine ostienlose in den Kopf eintretende Aorta fort, die sich in das Lacunensystem des Körpers öffnet. In diesem letzteren lässt sich ein ventraler Hauptstrom von vorn nach hinten unterscheiden, der von dem Pericardialsinus durch ein quer über die Darmwand ausgespanntes Septum unvollständig getrennt ist. Die Athmung findet wohl an der gesammten Oberfläche des zarten Integumentes des Stammes und der Gliedmaassen statt, ist aber wahrscheinlich an den Kiemensäckchen besonders lebhaft. Vom ventralen Hauptstrom geht in jede Gliedmaasse an der einen Seite ein Nebenstrom bis an deren Spitze, um dort umzubiegen und an der andern Seite wieder in den Hauptstrom zurückzuverlaufen.

Was das Herz der übrigen Entomostraken (Fig. 193 u. 194, p. 293) anbetrifft, so ist dasselbe da, wo es überhaupt vorkommt, stets stark verkürzt, sack- oder schlauchförmig und nur mit einem Paar seitlicher Ostien ausgestattet. Vorn, vor dem vordern terminalen Ostium, setzt sich das Herz bisweilen (bei manchen Copepoden, Branchiuren und Cladoceren) in eine kürzere oder längere Aorta fort. Ein hinteres Ostium kommt dem Herzen der Copepoden zu. Die Ostien, durch welche das Blut in das Herz einströmt, sind meist mit Klappenvorrichtungen versehen, welche ein Zurückströmen des Blutes in den Pericardialraum bei der Contraction des Herzens verhindern.

Was die Lage des Herzens betrifft, so liegt es stets über dem Darm gewöhnlich in der vordersten Rumpfgegend.

Ich will jetzt eine Uebersicht über das Vorkommen des Herzens bei den Entomostraken geben. Sämmtliche Cladoceren besitzen ein Herz. Unter den Ostracoden kommt es nur den Halocypriden und Cypridiniden zu, unter den Copepoden nur den Calaniden, Pontelliden und Branchiuren. Bei den letzteren liegt es weit hinten vor der sogenannten Schwanzflosse und setzt sich nach vorn in eine lange, bis zum Gehirn reichende Aorta fort. Den Cirripedien fehlt ein gesondertes Blutgefässsystem gänzlich.

Es wäre verfehlt, diejenigen Entomostraken, die sich durch den Mangel eines Herzens oder überhaupt eines gesonderten Blutgefässsystems als einfache Formen erweisen, darum auch für ursprünglichere zu halten. Wie bei den Würmern, so muss gewiss auch bei den Krebsen das Fehlen dieses Organsystems als ein abgeleitetes Verhalten betrachtet werden. Die Ursachen einer bis zum völligen Verschwinden führenden Reduktion des Her-

zens sind freilich nur zum geringsten Theil ermittelt. Die geringe Körpergrösse mag hie und da eine Rolle spielen, hie und da scheinen die rhythmischen Bewegungen andrer innerer Organe (z. B. des Magens vieler Copepoden) zu genügen, die Blut- oder Leibeshöhlenflüssigkeit im Lacunensystem in Cirkulation zu versetzen; sie machen deshalb ein Herz überflüssig.

Besondere Erwähnung verdient das Cirkulationssystem einer Gattung parasitischer Copepoden, des Genus Lernanthropus nämlich, deshalb, weil es durchaus nicht auf dasjenige der übrigen Crustaceen bezogen oder mit ihm verglichen werden kann. Es kommt nämlich hier ein weit im Körper und seinen Anhängen verbreitetes reich verästeltes Blutgefässsystem vor, welches von der Leibeshöhle vollständig abgeschlossen ist. Ein Herz fehlt. Das gelbrothe Blut wird in den Hauptgefässen durch die Bewegungen des Darmkanals fortbewegt, und zwar strömt es in zwei ventralen Längsstämmen nach vorn und durch ein unpaares Rückengefäss nach hinten.

Blutgefässsystem der Malacostraken. Von grosser Wichtigkeit ist die Kenntniss der Kreislauforgane der Leptostraken (Nebalia, Fig. 197, p. 297), welche in mancher Beziehung noch an diejenigen der Branchiopoden erinnern, in anderer zu den Malacostraken hinüberweisen. Das lange, röhrenförmige Herz erstreckt sich von der hintersten Kopfregion durch die ganze Brust bis in das 4. Abdominalsegment und besitzt 7 Ostienpaare. Von diesen liegen die 3 vordersten seitlich am Herzen im hinteren Theile der Kopfregion, die 3 folgenden dorsalwärts im 2., 4. und 5. Brustsegment und das 7., grösste seitlich am Herzen im 6. Brustsegmente. In den beiden letzten Brustsegmenten und im Abdomen besitzt das Herz keine Ostienpaare. Alle diese venösen Ostienpaare, durch die das Blut aus dem Pericardialsinus in das Herz eintritt, sind, wie bei allen Krebsen, mit Klappenvorrichtungen versehen. Das Herz setzt sich in eine vordere und hintere Aorta fort, durch die das Blut aus dem Herzen in den Körper strömt. Klappen verhindern das Zurückströmen des Blutes aus den beiden Aorten in das Herz. Ausser den Aorten kommen noch verzweigte Arterien in beiden Antennenpaaren und im Abdomen vor. Hauptheile des lacunären Blutgefässsystems sind erstens der Pericardialsinus und zweitens ein unter dem Darme gelegener Sinus.

Die Respiration geht jedenfalls besonders intensiv an der zarten, inneren Oberfläche der Schale, welche durch den langen Maxillartaster gereinigt wird, und an den lamellösen Exo- und Epipoditen der Brustfüsse vor sich. In diesen Theilen findet eine rege Blutcirculation statt. Das die Schale durchströmende Blut stammt aus der vorderen Aorta und tritt durch die dorsalwärts liegenden Ostienpaare des Herzens wieder in dieses letztere ein.

Arthrostraca. Vor allem müssen wir hier einen durchgreifenden Unterschied hervorheben, welcher bei den beiden Hauptabtheilungen der Arthrostraken, den Isopoden und Amphipoden, durch die Lage des Herzens im Körper bedingt wird. Bei den Isopoden liegt der weitaus grösste Theil des mit 1—2 Ostienpaaren versehenen Herzens im Abdomen, bei den Amphipoden aber hat das röhrenförmig langgestreckte, fast durchgängig mit 3 Ostienpaaren ausgestattete Herz seine Lage in der Brust. Diese Verhältnisse sind wohl so zu deuten, dass von dem den

Stammformen der Malacostraken wahrscheinlich zukommenden langgestreckten, mit vielen Ostienpaaren versehenen Herzen sich bei den Isopoden nur ein abdominaler, bei den Amphipoden nur ein thoracaler Theil erhalten hat. Hierbei spielte wahrscheinlich die Lokalisation der Athmung eine grosse Rolle, indem bei den Amphipoden die Respiration vorwiegend in den schlauchförmigen Kiemenanhängen der Brustfüsse, bei den Isopoden aber in den Gabelästen, und zwar vorwiegend in den Endopoditen der Abdominalfüsse (Pleopoden) stattfindet.

Bei den *Anisopoden* liegt das Herz wie bei den Amphipoden im Thorax.

Ich will jetzt die Circulationsverhältnisse der Arthrostraken etwas eingehender darstellen.

Isopoda (Fig. 241 u. 242). Das zum grösseren Theil im Abdomen liegende, mit 2 oder 4 seitlichen Ostien ausgestattete Herz ist hinten blind geschlossen. Aus ihm entspringen 11 Arterien, nämlich a) eine medio-dorsale *Thoracalaorta*, die zum Kopf verläuft und die Augen, die Gehirnganglien und die beiden Antennenpaare versorgt, b) 1 Paar *laterale Arterien* für die vordern Brustsegmente und die hintere Kopfregion nebst den Extremitäten dieser Regionen, c) 3 Paar *Thoracalarterien* für die 3 hinteren Thoracalsegmente und ihre Extremitäten, d) 1 Paar *Abdominalaorten* für das Abdomen und seine Gliedmaassen, die als Kiemen funktioniren. Die Thoracalaorta bildet vorn vor dem Gehirn einen den Schlund umfassenden Ring, in welchen unter dem Schlunde eine den ganzen Körper der Länge nach durchziehende, unter dem Bauchmark verlaufende *Subneuralarterie* einmündet. Diese giebt ebenfalls Aeste an die Gliedmaassen ab. Ausser den zwischen den Eingeweiden liegenden Blutlacunen findet

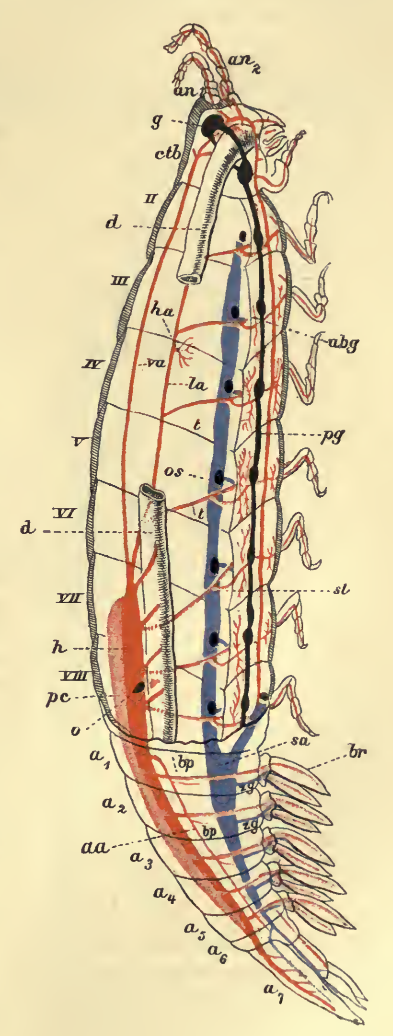


Fig. 241. **Ein idealer Isopode,** von der Seite gesehen. Die rechte Thoracal- und Kopfwand entfernt. Ein Theil des Darmes (*d*) weggeschnitten. (Nach Delage.) Arteriensystem roth, Venensystem blau, Nervensystem schwarz. an_1 Vordere, an_2 hintere Antennen, *ctb* Cephalothorax, *II—VIII* 7 freie Thoracalsegmente, a_1—a_7 7 Abdominalsegmente, *br* Kiemen (Pleopoden), *g* Gehirn, *d* Darm, *h* Herz, *o* Ostium des Herzens, *pc* Pericard, *va* vordere Aorta, *la* laterale Arterien, *t* Thoracalarterien, *ha* Leberarterie, *sl* Lateralsinusse der Thoracalregion, *sa* Abdominalsinus, *abg* Insertionsstelle der Brustfüsse, *pg* Subneuralgefäss (die Verweislinie sollte nur bis zur rothen, nicht bis zur schwarzen Linie gehen), *bp* Branchio-Pericardialgefässe, *zg* zuleitende Kiemengefässe, *aa* Abdominalaorta, *os* Ostien (?) der Lateralsinusse.

sich gewöhnlich im Thorax ein grosser, paariger, ventraler Blutsinus, der im Abdomen unpaar wird. 5 Paar Gefässe führen das venöse Blut aus dem Abdominalsinus in die als Kiemen fungirenden Pleopoden. 5 Paar ausführende Gefässe (Venen) führen das in den Kiemen arteriell gewordene Blut in den Pericardialsinus, aus dem es durch die Ostien in das Herz eintritt und bei dessen Contraction in die Arterien und von da aus in den Körper getrieben wird.

Amphipoda (Fig. 243). Gegenüber dem stark entwickelten und reich verästelten Arterien- und Venensystem der Isopoden tritt bei den Amphipoden das Lacunensystem in den Vordergrund. Das gewöhnlich in den 5 oder 6 vordern, freien Brustsegmenten liegende langgestreckte röhrenförmige Herz besitzt gewöhnlich 3, seltener (Corophium) 1 oder (Platysceliden) 2 Ostienpaare. Es setzt sich in eine vordere und eine hintere medio-dorsale Aorta fort, die das Blut entweder direkt oder durch weitere arterielle Verzweigungen in einen die ganze Länge des Körpers durchziehenden, zwischen Integument und Darm liegenden, grossen ventralen Blutsinus ergiessen. Besondere (zuführende) Blutströme (Gefässe?) leiten das gemischte Blut in die Extremitäten des Thorax und Abdomens (also auch in die Kiemenschläuche der Thoracalgliedmaassen). Besondere ableitende Ströme sammeln das Blut in diesen Extremitäten (also auch das in den Kiemen arteriell gewordene Blut) und führen es durch 7 Stromschlingen im Thorax und 6 im Abdomen in das Pericardium zurück, welches sich über das Herz hinaus nach hinten bis an das Ende des Abdomens erstreckt. Bei Corophium fehlt der abdominale Theil des Pericardiums und fehlen die abdominalen, das Blut aus den Pleopoden zum Pericard ableitenden Gefässschlingen. — Das Blutgefässsystem der Caprelliden stimmt im Grossen und Ganzen mit dem der übrigen Amphipoden überein, abgesehen von der Reduktion des abdominalen Theiles, welche natürlich mit der Verkümmerung des Abdomens zusammenhängt.

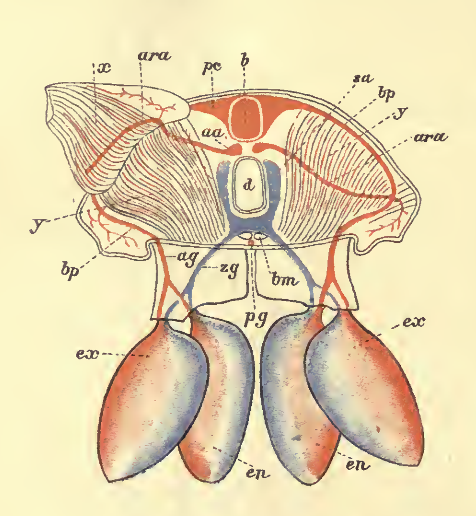


Fig. 242. **Conilera cylindracea** (nach Delage). Querschnitt des Abdomens. Die meisten Buchstaben haben dieselbe Bedeutung wie in Fig. 241. *b* Herz, *x* und *y* Muskelschichten (Muskellamellen) zur Bewegung der Kiemen (Pleopoden), Beuger und Strecker, *ara* die sie versorgenden Abdominalarterien, *x* ist zurückgeschlagen, *ex* äussere, *en* innere Kiemenlamelle der Pleopoden (Exo- und Endopoditen), *ag* abführendes, *zg* zuführendes Kiemengefäss, *bm* Bauchmark, *pg* Subneuralgefäss, *sa* Abdominalsinus.

Aus der vorstehenden Darstellung geht hervor, dass bei den Amphipoden das arterielle Blut nirgends vom venösen irgendwie scharf gesondert ist.

Anisopoda. Diese Abtheilung der Arthrostraken, welche sich sonst in vielen Punkten der Organisation eher den Isopoden als den

Amphipoden nähert, zeigt im Blutgefässsystem grössere Uebereinstimmung mit den letzteren. Doch entspringen aus dem Hinterende des thoracalen Herzens 2 Abdominalaorten und der Pericardialsinus setzt sich in das Abdomen fort. Das Herz von Apseudes besitzt auf der linken Seite zwei Ostien, auf der rechten nur eines; in der Jugend sind 2 Ostienpaare vorhanden. Ueber die grosse Bedeutung dieser Thatsache siehe weiter unten.

Bei allen Arthrostraken sind sowohl die paarigen Ostien als die Ursprungsstellen der Aorten mit Klappenvorrichtungen versehen.

Thoracostraca. Die Verhältnisse des Circulationssystems schliessen sich an diejenigen der Isopoden an. Unter den Malacostraken sind es die Stomatopoden, die wir als Ausgangspunkt unserer Darstellung wählen müssen. Es sind die unter den Namen Alima und Erichthus bekannten älteren Larven von Squilla, deren von dem erwachsenen wohl kaum erheblich abweichendes Circulationssystem am genauesten untersucht worden ist. Das Herz (Fig. 244) erstreckt sich als ein vielkammeriges Rückengefäss von der Maxillarregion (hinter dem Magen) durch den Thorax und das Abdomen bis an das Ende des 5. Abdominalsegmentes. Es lassen sich an ihm 2 Abschnitte unterscheiden, ein kurzer vorderer erweiterter und ein hinterer langgestreckter. Wahrscheinlich entspricht der vordere allein dem Herzen der Decapoden. Er reicht bis an die hintere Grenze des ersten Maxillarfusssegmentes, besitzt ein grosses Ostienpaar und entsendet folgende Gefässe: a) eine vordere unpaare Kopfaorta (*ac*), b) und c) ein vorderes schwächeres und ein hinteres stärkeres Arterienpaar. Der zweite Abschnitt, das vielkammerige Rückengefäss, besitzt 12 Ostienpaare, entsendet 13 Arterienpaare und eine unpaare hintere Aorta. Um das Gesammtbild des Circulationssystems zu vervollständigen und die Beziehungen dieses Systems zu

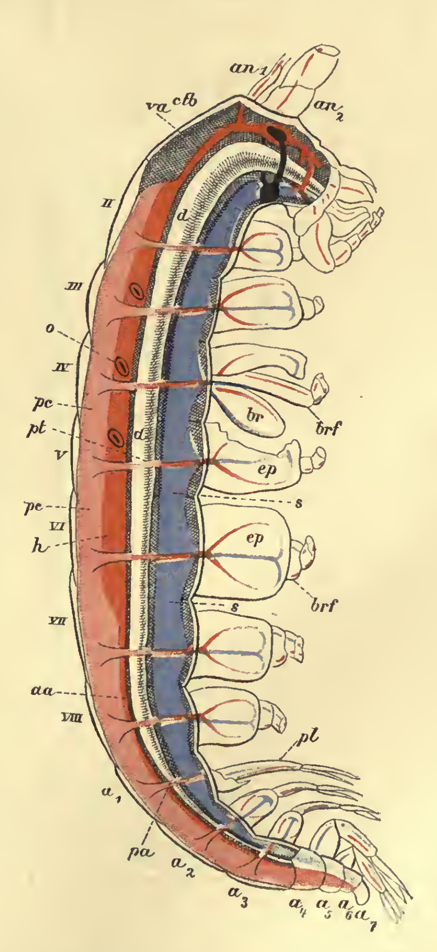


Fig. 243. **Ein idealer Amphipode**, von der Seite (nach Delage). Die meisten Bezeichnungen wie in Fig. 241. *pt* Pericardialgefässe von den Epimeren *ep*, Extremitäten *brf* und Kiemen *br* des Thorax kommend, *pa* Pericardialgefässe des Abdomens, *s* Bauchsinus, *ep* Epimeren. Die Epimeren von Thoracalsegment *IV* und *V* zum Theil abgeschnitten. *pl* Pleopoden.

Fig. 244.

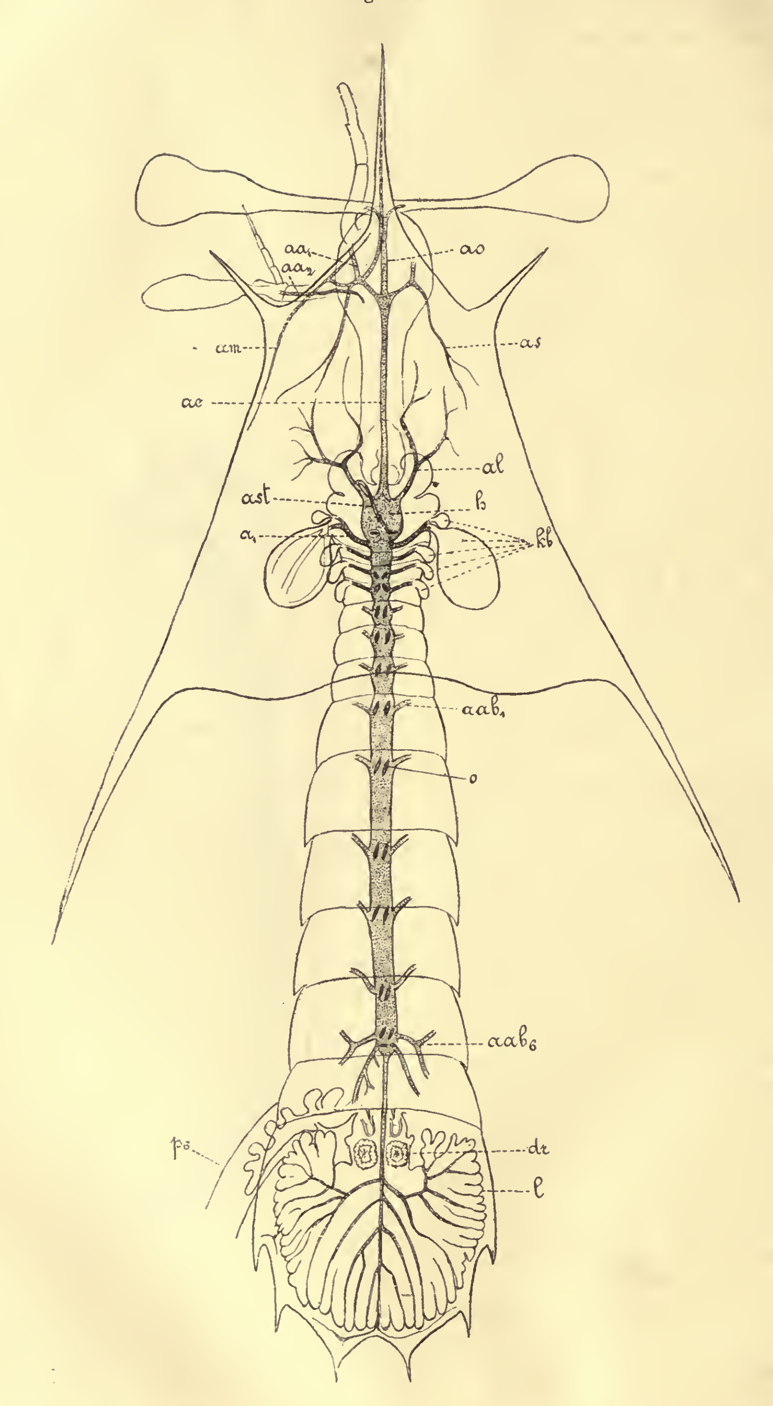


Fig. 244. **Circulationssystem einer älteren Squillalarve,** vor dem Uebergang in die Squillaform (nach CLAUS). *h* Herz, das sich nach hinten in das vielkammerige und mit zahlreichen Ostienpaaren (*o*) versehene Rückengefäss fortsetzt, *ac* Kopfaorta, *ao* Augenarterie, aa_1, aa_2 Arterien der beiden Antennenpaare, *am* Randarterie der Rückenschale, *ast* Arteria sternalis, *al* Leberarterie, *as* Schalenarterie, a_1 1. Seitenarterie des Rückengefässes, aab_1 bis aab_6 Seitenarterien des Abdomens, *dr* Drüsensäckchen am Enddarm, *l* Leberlappen im Telson, p_6 6. Pleopod (Uropod), *kb* Kiemenblätter (Epipodialanhänge) der Mundfüsse.

demjenigen der Isopoden in das rechte Licht zu setzen, müssen wir noch sagen, dass ein medianes, den ganzen Körper unter dem Bauchmark durchlaufendes Subneuralgefäss vorkommt, dass das gesammte venöse System lacunär ist und dass zwei venöse Hauptsinusse vorhanden sind, ein ventraler und ein dorsaler. Letzterer ist der Pericardialsinus. Das arterielle System hingegen weist reich verzweigte und sich in Capillaren auflösende eigenwandige Gefässe auf.

Ueber das speciellere Verhalten theile ich Folgendes mit: Die Kopfaorta versorgt die Augen, die beiden Antennenpaare, das Gehirn und die vorderen seitlichen Regionen der Schale. Das vorderste Arterienpaar versorgt die Mandibeln und Maxillen und die mittleren Partien der Schale. Das grosse 2. Arterienpaar versorgt wahrscheinlich die Maxillen und Maxillarfüsse; die eine Arterie tritt zwischen den Längscommissuren der Ganglien des ersten und zweiten Maxillarfusssegmentes hindurch mit dem Subneuralgefäss in Verbindung. (Vergleiche die Sternalarterie der Schizopoden und Decapoden). Das Subneuralgefäss giebt vorzugsweise Gefässschlingen an die Ganglien des Bauchmarks ab, aber auch Aeste an die Gliedmaassen. Die 13 Arterienpaare des vielkammerigen Rückengefässes versorgen Brust und Abdomen mit den dazu gehörigen Extremitäten, und zwar so, dass das zu einem Ostienpaar gehörende Arterienpaar sich nicht im eigenen, sondern im vorhergehenden Körpersegment verbreitet. Das ganze Herz dürfte um ein Segment nach hinten verschoben sein, so dass das im ersten Abdominalsegment liegende Ostienpaar (es liegen im Abdomen 7 Ostienpaare) dem hintersten Brustsegmente angehören würde. Die hintere Aorta versorgt das Telson reichlich mit Seitenzweigen. Was das venöse System anlangt, so führen paarige seitliche Blutsinusse das Blut aus den Extremitäten und übrigen Organen in den grossen Bauchsinus. Von da strömt das Blut in den Pericardialsinus und durch die Ostien in das Herz zurück. Nur im Abdomen, dessen Gliedmaassen die Kiemen tragen, scheint das arteriell gewordene Blut mit Umgehung des Bauchsinus direkt wieder in den Pericardialsinus zurückzuströmen.

Ein Vergleich mit jüngeren Squillalarven vom sogenannten Erichthoidinastadium macht es höchst wahrscheinlich, dass 2 dort vorhandene vordere Ostienpaare des Rückengefässes im Laufe der Entwickelung verschwinden. Während sonst im vielkammerigen Rückengefäss je ein Ostienpaar über einem austretenden Arterienpaar liegt, entsprechen den beiden vordersten Arterienpaaren keine Ostien.

Das Vorhandensein eines mit vielen Ostienpaaren versehenen, ins Abdomen hineinreichenden gekammerten Rückengefässes steht unter den Thoracostraken bei den Stomatopoden allein da. Es haben sich hier offenbar, im Zusammenhang mit der Localisation der Athmung auf die Kiemenbüschel der Abdominalgliedmaassen, ursprünglichere Verhältnisse erhalten.

Den Stomatopoden müssen wir, was das Blutgefässsystem betrifft, die übrigen Thoracostraken, wenigstens die Schizopoden und Decapoden, bei denen eine sehr grosse Uebereinstimmung im Aufbau dieses Systems nicht zu verkennen ist, gegenüberstellen.

Das Blutgefässsystem der Cumaceen ist noch nicht hinreichend erforscht, wahrscheinlich stimmt es ziemlich mit demjenigen der Schizopoden und Decapoden überein.

Ich will zunächst das Herz besprechen, dann das gesammte Blutgefässsystem eines Decapoden, des Flusskrebses, schildern und zum Schluss die wichtigsten Abweichungen erwähnen, welche das Blutgefässsystem der Schizopoden und übrigen Decapoden, verglichen mit dem des Flusskrebses, darbietet.

Das Herz der Schizopoden, Decapoden und Cumaceen erscheint gegenüber dem Stomatopodenherz ausserordentlich verkürzt und mit wenigen (2—3 Paaren) Spaltöffnungen versehen. Es liegt immer in der Brust und erstreckt sich nirgends mehr in das Abdomen. Diese Verkürzung wurde phylogenetisch offenbar bedingt durch die Localisation der Athmung auf die Brustregion (Kiemen der Brustfüsse, Kopfbrustschild als Athmungsorgan) und durch die mehr oder weniger weitgehende Verschmelzung der Brustsegmente.

Unter den Schizopoden ist das Herz noch langgestreckt bei Siriella, wo es fast die ganze Brust bis in das letzte Thoracalsegment durchzieht. Es verkürzt sich fortschreitend bei Mysis und Mysidopsis. Bei Euphausia hat es ganz den gedrungenen Bau des Decapodenherzens und besitzt, wie letzteres, 3 Ostienpaare, ein dorsales, ein seitliches und ein unteres, während es bei den andern Schizopoden und bei den Zoealarven der Decapoden 2 Ostienpaare aufweist.

Das Circulationssystem des Flusskrebses (Fig. 235, p. 346, u. Fig. 245). Aus dem Herzen entspringen folgende Gefässe: a) Vorn die unpaare Kopfaorta, welche mit ihren reichlichen Verzweigungen das Gehirn und die Augen versorgt. b) 2 vordere seitliche Arterien (auch Antennenarterien genannt). Diese geben Zweige an den Magen, die Antennendrüse, die vorderen und hinteren Antennen und das Kopfbrustschild ab. c) Die beiden Leberarterien. Sie entspringen am vorderen und unteren Rande des Herzens und verästeln sich in der Leber. d) Die Sternalarterie. Sie entspringt vom bulbusartig ausgezogenen unteren und hinteren Ende des Herzens, steigt auf der rechten oder linken Seite des Darmes senkrecht abwärts, tritt zwischen den auseinanderweichenden Längscommissuren des zweit- und drittletzten Brustganglions hindurch, um unter dem Bauchmark in das Subneuralgefäss einzumünden. e) Die hintere Aorta entspringt aus dem hintersten Herzende und verläuft über dem Darm im Abdomen nach hinten, in jedem Segment ein Paar Seitenarterien abgebend, welche Darm, Haut und Musculatur des Abdomens versorgen. — Das Subneuralgefäss, welches sein Blut von der Sternalarterie, die einem Theil einer modificirten Seitenarterie des Herzens (siehe Stomatopoden) entspricht, erhält, ist uns schon von den Isopoden und Stomatopoden her bekannt, spielt aber hier und bei allen Decapoden eine viel grössere Rolle, indem Seitenzweige dieses Gefässes sämmtliche Gliedmaassen von den Maxillen bis zu den letzten Pleopoden versorgen. Ausserdem dient es noch zur Ernährung des Bauchmarks, welche Funktion ihm bei den Stomatopoden

noch fast ausschliesslich zukommt, indem dort die Gliedmaassen vorzugsweise durch Zweige der Seitenarterien des Herzens versorgt werden. Sämmtliche Arterien verästeln sich reichlich und gehen in arterielle Capillaren über, die das Blut durch offene Mündungen in das venöse Lacunensystem des Körpers ergiessen. Wenn auch, wie bei allen Krebsen, die Blutströmung in diesem Lacunensystem eine geregelte und constante ist, und wenn auch oft venöse Blutkanäle zu Stande kommen, so finden sich doch auch bei den Decapoden keine eigenwandigen venösen Gefässe. Das venöse Hohlraumsystem stellt vielmehr auch hier die Leibeshöhle dar. Auf die Beschreibung der einzelnen venösen Blutbahnen und Ströme kann ich hier nicht näher eingehen. Fast alles venöse Blut aber strömt in letzter Linie zusammen in einem grossen ventralen Blutsinus des Cephalothorax. Von den Seitentheilen dieses Sinus führen Kanäle das venöse Blut in die Kiemen, während andere Kanäle das in den Kiemen arteriell werdende Blut von den Kiemen weg und dem Pericardialsinus zuführen. Die Athmungsorgane sind also hier, und das gilt für alle Arthropoden, in denjenigen Theil des Blutkreislaufs eingeschaltet, welcher das Blut aus dem Körper zum Herzen zurückführt. Aus dem Pericard tritt das arterielle von den Kiemen herstammende Blut, vermischt mit Blut, welches aus dem Cephalothoracalschild zurückströmt, durch die Ostien des Herzens in dieses ein. Sowohl die Ostien als die Arterienursprünge des Herzens sind mit Klappenvorrichtungen versehen. Die Klappen der Ostien verhindern ein Zurückströmen des Blutes in das Pericard, diejenigen der Arterienursprünge ein Zurückströmen des Blutes aus den Arterien in das Herz. Zieht sich das Herz zusammen (Systole), so wird das in ihm enthaltene Blut in die Arterien getrieben, erweitert sich das Herz darauf wieder (Diastole), so saugt es Blut aus dem Pericard durch die Ostien in sich auf.

Fig. 245. **Querschnitt durch den Cephalothorax des Flusskrebses in der Gegend des Herzens, schematisch.** *kd* Kiemendeckel, *k* Kiemen, *kh* Athem- oder Kiemenhöhle, *ep* Seitenwand des Cephalothorax, *pc* Pericard, *h* Herz, *sa* Sternalarterie, *l* Hepatopancreas, *d* Darm, *abm* ventrale Längsmuskeln zum Abdomen, *dbm* dorsale Längsmuskeln zum Abdomen, *bm* Bauchmark, *sn* Subneuralgefäss, *bf* Gehfuss, *vs* ventraler Sinus, *ov* Ovarium. Die Pfeile geben die Richtung des Blutstromes an. (Nach Huxley und Plateau.)

Bei den Mysideen (excl. Euphausia) finden sich 2 oder 3 unpaare Leberarterien, die von der ventralen Herzwand entspringen. Der abdominale Theil des Subneuralgefässes fehlt. Beim Männchen von Siriella, welches an den Pleopoden Kiemen trägt, beziehen die Pleopoden das Blut aus Aesten der Seitenarterien der hinteren Aorta. Bei Schizopoden,

Cumaceen und Decapodenlarven, bei denen die Kiemen noch nicht entwickelt sind, ist der Blutkreislauf im Cephalothoracalschild mit seinen Duplicaturen ein sehr reger, und es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass in ihm bei den besonderer Kiemen entbehrenden Formen ganz vorwiegend die Athmung stattfindet. Bei Siriella und Mysis, vielleicht noch bei anderen Schizopoden, spielen höchst wahrscheinlich auch die Seitenpartien des von der Schalenduplicatur bedeckten Thoracalintegumentes (die sogenannte innere Wand der Athemhöhle) eine respiratorische Rolle (vergl. Fig. 223, pag. 329). Die das Blut aus den Brustfüssen zum Herzen zurückführenden Gänge verursachen an diesem Integument leistenartige Vorsprünge, welche als Kiemenleisten bezeichnet werden können. Die beständigen Schwingungen des Epipodialanhanges des ersten Brustfusses im Athemraum erzeugen einen beständigen Wasserwechsel in demselben.

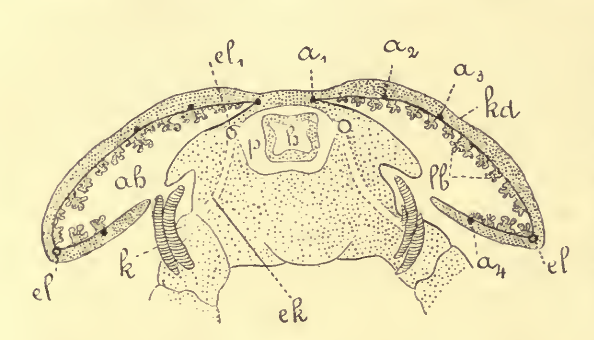


Fig. 246. **Birgus latro. Schematischer Querschnitt in der Gegend des Herzens** (nach SEMPER). *kd* Kiemen- oder Lungendeckel, *h* Herz, *k* Kiemen, *ah* Athemhöhle, *p* Pericard, *ek* zum Herzen ableitende Kiemenblutkanäle, a_1, a_2, a_3, a_4 vom Herzen zuführende Lungen- oder Schalengefässe, *lb* Lungenbüschel, *el* zum Herzen ableitender Lungenblutkanal, el_1 derselbe nahe der Mündung in das Pericardium.

Im Anschluss an das früher (p. 337) über das Athmungsorgan des luftathmenden Birgus latro Gesagte, will ich hier den respiratorischen Kreislauf dieses Thieres kurz besprechen. Die Athmungsorgane sind verästelte Büschel, die sich auf der Innenfläche des die Athemhöhle bedeckenden „Kiemendeckels“ erheben. Der bei allen Thoracostraken bestehende Schalenkreislauf, welcher auch bei vielen wasserathmenden Formen bei der Athmung eine grosse Rolle spielt, vermittelt hier die Luftathmung. Im Kiemendeckel, hier besser Lungendeckel, und seinen büschelförmigen Anhängen findet sich ein reiches Maschenwerk von Bluträumen, welches sich zwischen die ein- und ausführenden Blutkanäle einschaltet. Das Blut tritt durch einen grossen Kanal aus dem venösen Blutsinus des Kopfes in die Lungendecke ein. Dieser Kanal theilt sich in 4 Aeste, von denen drei an dem oberen, einer an dem unteren Theil der Lungendecke verlaufen und die sich in das Maschenwerk von Bluträumen auflösen. Aus diesen wird das arteriell gewordene Blut durch Kanäle gesammelt, die sich zu einem grossen Stamm vereinen, welcher der Kante des Lungendeckels entlang zuerst nach hinten, dann nach oben und schliesslich nach vorn verläuft, um sich vor dem Eintritt in das Pericard mit dem von den kleinen Kiemen kommenden Kanal zu vereinigen.

Das Blut der Krebse ist gewöhnlich farblos, bisweilen aber gelblich, grünlich oder röthlich gefärbt. Im letzteren, z. B. bei Branchipoden beobachteten Falle ist der Blutfarbstoff Hämoglobin. Die farblosen Blutkörperchen sind fast immer in amöboider Weise formveränderlich.

Was das in Lage und Form überaus verschiedenartige Herz der Krebse anbetrifft, so haben wir uns der Ansicht angeschlossen, dass

dasselbe bei den Krebsen ursprünglich, ähnlich wie bei Branchipus, ein langgestrecktes, vielkammeriges, mit vielen segmentalen Ostienpaaren ausgestattetes Rückengefäss war. Aus dieser Herzform haben sich alle andern Herzformen durch Reduktion vorderer oder hinterer Abschnitte, durch Schwund zahlreicher Ostienpaare entwickelt. Für diese Reduktion waren die Localisation der Athmung, die verschiedenartige Differenzirung der verschiedenen Körperabschnitte, die Verschmelzung von Segmenten die bedingenden Hauptursachen. Mit der vorgetragenen Ansicht stimmen auch die schon erwähnten ontogenetischen Thatsachen, dass im Laufe der Entwicklung Ostienpaare verschwinden können (Apseudes, Stomatopoden), überein. Bei vielen Isopoden liegen die Ostien am Herzen rechts und links alternirend; vielleicht kommt dieses Verhalten dadurch zu Stande, dass an den anfänglich mit paarigen Ostien ausgestatteten Herzen alternirende Ostien ausfallen.

Die Thatsache, dass bei manchen Krebsen, z. B. den Branchiopoden, welche von der Naupliuslarve an eine lange Reihe von Metamorphosen durchmachen, die Ostienpaare sich mit dem Herzen successive von vorn nach hinten bilden, kann nicht als Einwand gegen die vorgetragenen Ansichten angeführt werden. Denn diese Bildungsweise entspricht überhaupt der Art der ontogenetischen Differenzirung des Arthropoden- und Wurmkörpers, welche von vorn nach hinten stattfindet. Die ganze Frage hängt auf das innigste mit der später zu erörternden Auffassung von der phylogenetischen Bedeutung der Larvenformen der Krebse zusammen.

VIII. Die Exkretionsorgane (Antennendrüse, Schalendrüse).

Wenn auch umfassendere vergleichende Untersuchungen über die Art der Exkretion noch fehlen, so wissen wir doch schon so viel, dass diese in sehr verschiedener Weise und durch sehr verschiedene Organe vermittelt wird. Von diesen Organen sollen hier nur zwei, die Schalendrüse und die Antennendrüse, berücksichtigt werden. Gewisse Darmanhänge und Hautdrüsen, die auch im Dienste der Exkretion stehen dürften, finden in den Abschnitten über Darm und Haut Berücksichtigung. Freilich dürfte auch damit die Zahl der bei der Exkretion eine Rolle spielenden Körpertheile nicht erschöpft sein.

Was die Antennendrüse und die Schalendrüse anbetrifft, so will ich nach einander Bericht erstatten über ihre Zahl und Lage im Körper, über ihr Vorkommen und ihre Verbreitung, ihren Bau, ihre Entwicklung und ihren morphologischen Werth.

Zahl und Lage. Sowohl die Antennen- als die Schalendrüse ist in einem Paare vorhanden. Die erstere mündet am Basalglied der hintern Antennen. Die Drüse selbst liegt entweder ganz in diesem Basalglied oder zum geringern oder grössern Theile in der benachbarten Leibeshöhle des Kopfes. Die Schalendrüse liegt in der Schalenduplicatur oder im Cephalothoracalpanzer in einer Gegend, welche ursprünglich dem 2. Maxillarsegment entspricht. Ihre Mündung liegt an den hinteren Maxillen oder in deren Nähe.

Vorkommen. Die Antennendrüse ist bei den Krebsen weit verbreitet. Sie scheint nur bei den Isopoden zu fehlen. Während sie bei den Malacostraken im Allgemeinen im erwachsenen Zustande am besten entwickelt ist, tritt sie bei Entomostraken nur auf Larvenstadien auf

und erhält sich nur selten in verkümmertem Zustande beim erwachsenen Thier. Bei den Decapoden ist die Antennendrüse als grüne Drüse bezeichnet worden.

Die *Schalendrüse* ist bei erwachsenen *Entomostraken* weit verbreitet. Unter den Malacostraken ist sie bei Nebalia, ferner bei Isopoden, Anisopoden, Cumaceen und bei Larven von Formen (Sergestes, Euphausia) beobachtet worden, denen sie im erwachsenen Zustande fehlt. Bei Nebalia findet sie sich in reducirtem Zustande.

Bau und Entwickelung. Der Bau der *Antennendrüse* (Fig. 247) ist im Wesentlichen überall derselbe. Wir unterscheiden an ihr ein *Endsäckchen* und ein schleifenartig gewundenes *Harnkanälchen*, welches am Basalglied der hintern Antenne ausmündet. Die Beschaffenheit der Epithelwand ist im Endsäckchen und im Harnkanälchen verschieden. Häufig erweist sich die Wand des letzteren auf einem Querschnitt als aus einer einzigen Zelle bestehend, sein Lumen wäre also intracellulär. Bei höhern Krebsen aber treten die Zellen in grösserer Anzahl und dichter gedrängt auf, und das Lumen wird intercellulär. Das Harnkanälchen verlängert sich bei den Malacostraken ausserordentlich und legt sich knäuelartig in complicirte Windungen. An seinem distalen Ende (nahe der Ausmündung) erweitert es sich dann zu einer Harnblase. Sowohl das Endsäckchen als das Harnkanälchen kann sich bei den höhern Krebsen durch Bildung seitlicher Ausstülpungen weiter compliciren.

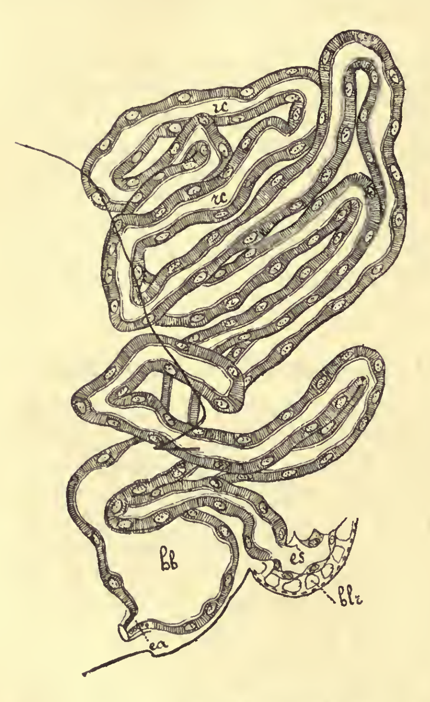


Fig. 247. **Linke Antennendrüse von Mysis** (nach GROBBEN). *rc* Harnkanälchen, *hb* Harnblase, *es* Endsäckchen, *blr* Blutlacunen, *ea* Harnleiter (Ausführungsgang).

Die *Schalendrüse* zeigt im Wesentlichen denselben Bau, wie die Antennendrüse.

Dass wir es bei der Antennen- und Schalendrüse mit Exkretionsorganen zu thun haben, dafür spricht unter anderem die Thatsache, dass, wenn man die Thiere mit Karmin füttert, nach einiger Zeit in den Drüsensäckchen, wenigstens denjenigen der Antennendrüse, Karminkörperchen angetroffen werden.

Der bei den Cladoceren untersuchten Entwickelung nach soll die Schalendrüse mesodermalen Ursprungs sein. Die Antennendrüse (des Flusskrebses) hingegen soll aus einer Hauteinsenkung hervorgehen und somit zu den Hautdrüsen gehören. Diese Angabe dürfte noch der Bestätigung bedürfen.

Morphologischer Werth. Wenn wir die nach den vorliegenden Beobachtungen verschiedene Entwickelung unberücksichtigt lassen, so erscheint es nach der wesentlichen Uebereinstimmung im Bau wahrscheinlich, dass die Schalen- und die Antennendrüse segmental homologe Gebilde sind. Aus ihrer grossen Verbreitung bei Entomostraken und Malacostraken oder deren Larven lässt sich ferner der Schluss ziehen, dass diese Drüsen von den Stammformen der Krebse überkommene, phylogenetisch sehr alte Organe sind. Die Ansicht, dass sie den Nephridien der Annulaten homolog sind, lässt sich durch manche den gröberen und feineren Bau betreffende Thatsachen stützen. Diese Ansicht würde durch den Nachweis einer gleichartigen Entwickelung aus dem Mesoderm viel an Wahrscheinlichkeit gewinnen. Ein bündiger Beweis für die supponirte Homologie ist jedoch zur Zeit noch nicht geliefert.

Es ist hier vielleicht der Ort, der Cementdrüsen der Cirripedien Erwähnung zu thun, die an dem vorletzten Glied der kleinen Haftantennen (vorderen Antennen) ausmünden. Das erhärtende Sekret dieser Drüsen dient zur Befestigung der Thiere an der Unterlage.

Ausserdem sind in neuerer Zeit gewisse, früher als Riechorgane gedeutete Drüsenschläuche von Cirripedien, welche an den äusseren Maxillen ausmünden, als den Nephridien der Annulaten gleichwerthige Gebilde (Segmentalorgane) gedeutet worden. Sie sollen mit der Leibeshöhle in offener Communication stehen.

IX. Bindegewebe.

Darüber nur einige wenige Worte. Bindegewebe findet sich im ganzen Körper der Krebse. Bindegewebige Platten, Membranen u. s. w. liegen dicht unter der Hypodermis, umhüllen den Darmkanal, die Geschlechtsorgane, als Neurilemm das Nervensystem. Bindegewebige Stränge, Fasern, Mesenterien verbinden von Stelle zu Stelle innere Organe mit einander und mit dem Integument. Das lacunäre Blutgefässsystem, die Leibeshöhe, wird in grösserer Ausdehnung, doch freilich nicht continuirlich, von Bindegewebe begrenzt.

Eine besondere Form des Bindegewebes stellt der bei Crustaceen vielfach verbreitete Fettkörper dar, dessen Verhalten im Einzelnen ausserordentlich variirt. Häufig umhüllt er Darm und Herz. In den Bindegewebszellen des Fettkörpers finden sich Fetttropfen, Fettkugeln, daneben häufig Proteïnkörner. Der Fettkörper spielt offenbar beim Stoffwechsel eine bald grössere, bald geringere Rolle. Er ist meist auf verschiedenen Altersstadien, zu verschiedenen Jahreszeiten und bisweilen auch bei beiden Geschlechtern verschieden ausgebildet. Bei Larvenformen ist er vor der eine Verwandlung begleitenden Häutung oft stark entwickelt und stellt einen Herd von Reservenahrung für den Umwandlungsprocess dar. Bei einigen Krebsen, die während der Zeit der Geschlechtsreife oder des Brutgeschäftes keine Nahrung zu sich nehmen, ist er vor dem Eintritt dieser Zeit stark ausgebildet, nachher aber stark reducirt.

Bindegewebszellen können zu häufig sternförmig verästelten, bisweilen contractilen Pigmentzellen werden, doch kommt gelegentlich auch Pigment in Hypodermis- und Darmzellen vor.

X. Geschlechtsorgane.

Die Crustaceen sind mit wenigen Ausnahmen, die für sich besprochen werden sollen, getrennt geschlechtlich. Männliche und

weibliche Geschlechtsorgane sind nach einem und demselben Typus gebaut und haben die gleiche Lage im Körper. Als Regel kann gelten, dass sowohl männliche als weibliche Geschlechtsorgane paarig sind und zwar in einem Paare vorkommen. Diese Zahl wird nirgends überschritten.

Wir können an den Geschlechtsorganen einander im männlichen und weiblichen Geschlecht entsprechende Abschnitte unterscheiden; nämlich erstens die keimbereitenden Organe (Ovarien beim Weibchen, Hoden beim Männchen), zweitens die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen (Ovidukte, Eileiter beim Weibchen, Vasa deferentia, Samenleiter beim Männchen), drittens einen vom Ovidukte oder Vas deferens anatomisch und entwicklungsgeschichtlich scharf gesonderten Endabschnitt der Leitungswege (Vulva, Vagina, Receptaculum seminis beim Weibchen, muskulöser Ductus ejaculatorius beim Männchen) und viertens äussere Begattungswerkzeuge.

Ovarien und Hoden sind in ihren frühesten Anlagen nicht zu unterscheiden (indifferente Anlage). Sie lassen sich frühzeitig als distinkte Zellgruppen im übrigen Mesoderm erkennen, bisweilen lassen sich ihre Anlagen bis auf eine oder zwei Furchungszellen zurückverfolgen.

Die Ovidukte und Vasa deferentia entstehen vielleicht getrennt von den Anlagen der Keimdrüsen, aus dem Mesoderm.

Die Endabschnitte der Leitungswege entstehen durch Einstülpungen der äusseren Haut.

Die äusseren Begattungsapparate sind entweder umgewandelte Gliedmaassen, oder Anhänge von Gliedmaassen, oder Fortsätze, Falten, Höckerbildungen u. s. w. der Haut des Körperstammes.

Es ist nicht zu bezweifeln, dass die Geschlechtsorgane bei allen Krebsen ursprünglich paarig waren. Sie können aber theilweise unpaar werden, indem entweder (wie bei den meisten Copepoden und Thoracostraken) die beiden Keimdrüsen durch ein unpaares Verbindungsstück in Zusammenhang treten, oder indem die beiden Leitungswege in grösserer oder geringerer Ausdehnung sich zu einem gemeinsamen, unpaaren Ovidukt oder Vas deferens vereinigen, oder indem die Leitungswege mit einer unpaaren gemeinsamen Oeffnung ausmünden. Immer aber lässt sich an einem (meist am grössten) Theile des Geschlechtsapparates die Duplicität deutlich erkennen.

Die Ovarien und Hoden sind entweder einfache oder verästelte oder gewundene Schläuche oder Säcke, welche im Körper eine dorsale Lage zu beiden Seiten des Darmes, oft zwischen Herz und Darm, einnehmen. Sie liegen im Rumpf bald weiter hinten, bald weiter vorn, bald fast in seiner ganzen Länge. Wo unpaare Verbindungsstücke vorhanden sind, liegen diese dorsal über dem Darm.

Die Geschlechtsöffnungen finden sich mit Ausnahme der Cladoceren und einiger Copepoden, wo sie an die Rückenseite verlagert sind, auf der Bauchseite.

Bei den Entomostraken liegen sie, wenn wir von den Cirripedien absehen, unmittelbar hinter dem gliedmaassentragenden vorderen Rumpftheil, an der Grenze zwischen diesem und dem gliedmaassenlosen Endabschnitt des Rumpfes, den man auch als Abdomen bezeichnet hat. Das einfache oder Doppelsegment, an dem sie ausmünden, wird als Genitalsegment bezeichnet. Es ist also in der Reihenfolge der Segmente

von vorn nach hinten bei den Entomostraken kein bestimmtes, constantes Körpersegment, an welchem die Geschlechtsöffnungen liegen.

Im Gegensatz hierzu ist die Lage der Geschlechtsöffnungen bei den Malacostraken, die Leptostraken wie es scheint nicht ausgenommen, eine ganz bestimmte und constante.

Die männlichen Geschlechtsöffnungen liegen hier überall am hintersten (also 8.) Brustsegment, meist (Thoracostraca) am Basalglied des 8. Brustgliedmaassenpaares. Die weiblichen Oeffnungen finden sich am drittletzten, also am 6. Thoracalsegment, wenn man die mit dem Kopfe verschmolzenen Segmente mitzählt, und zwar meist am Basalglied des Protopoditen des drittletzten Thoracalfusspaares. Von dieser Regel giebt es keine Ausnahmen.

Die Spermatozoen der Krebse zeichnen sich vielfach durch auffallende Grösse und Gestalt aus. Bei den Decapoden sind sie mit strahlenförmig angeordneten Fortsätzen versehen und, wie auch in andern Krebsabtheilungen, unbeweglich.

Häufig werden zahlreiche Spermatozoen von einer gemeinsamen Hülle umschlossen (Spermatophore), welche vom Sekrete drüsiger Theile der männlichen Leitungswege gebildet wird. Ausser einer Dottermembran besitzen die Eier mancher Krebse noch accessorische Hüllen, die von den weiblichen Leitungswegen ausgeschieden werden. Siehe auch den Abschnitt: Brutpflege.

Sollte sich die Annahme als berechtigt erweisen, dass die Ovidukte und Vasa deferentia, ferner die Antennen- und Schalendrüse Annulatennephridien entsprechen, so würden sich, bei der verschiedenen Lage der männlichen und weiblichen Geschlechtsöffnungen, von den segmentalen Nephridien der Annulaten bei den Krebsen noch mehrere Paare, zum mindesten 4, erhalten haben.

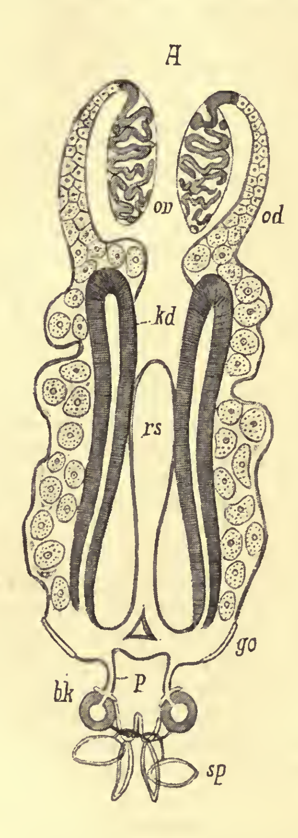
Entomostraken. Branchiopoden. Keimdrüsen paarig, bei Branchipus (Fig. 192, pag. 292) schlauchförmig im Abdomen, bei Apus netzförmig verästelt in der beintragenden Rumpfregion. Bei Branchipus zeigen die Ovidukte an ihrem Ende Erweiterungen und münden in einen Uterus, in welchem die Eier eine von besonderen Uterusdrüsen gelieferte Schale erhalten und einige Zeit verweilen. Der Uterus liegt in einer Tasche, welche von miteinander verwachsenden Genitalwülsten (modificirten Gliedmaassen) der beiden Geschlechtssegmente (12. und 13. Rumpfsegment) gebildet wird.

Auch die Vasa deferentia zeigen an ihrem Ende eine Erweiterung (Samenblase) und münden in den muskulösen Ductus ejaculatorius, der bei der Ausstülpung der Ruthe in den Innenraum derselben nachgezogen wird. Die Ruthe ist eine Ectodermwucherung des zweiten Genitalwulstes.

Cladoceren. Ovarien und Hoden sind paarige einfache Schläuche. Ovidukte münden dorsalwärts in das hintere Ende des Brutraums (siehe Brutpflege). Vasa deferentia mit Ductus ejaculatorius münden durch paarige Oeffnungen an der Bauchseite des gliedmaassenlosen Hinterleibs.

Ostracoden. Paarige Keimdrüsen, Vasa deferentia und Ovidukte Die Hoden zerfallen häufig in mehrere Schläuche. Der Ductus ejaculatorius mit Samenblase kann unpaar sein (Cypridina). Z. Th. complicirte Begattungsapparate (umgewandelte hinterste Gliedmasasen) beim Männchen, denen beim Weibchen oft 2 Genitalhöcker entsprechen, welche die Receptacula seminis enthalten. Bei Cypris reichen die Ovarialschläuche in die Schalenduplicatur hinein.

Copepoden. Die Keimdrüsen sind meist unpaar, symmetrisch in den vorderen Rumpfsegmenten dorsal am Darm gelagert. Die ursprüngliche Duplicität tritt bisweilen noch deutlich zu Tage. Bei vielen parasitischen Copepoden (Fig. 248) sind die Keimdrüsen deutlich paarig, durch keine Querbrücke verbunden. Bei Sapphirina tritt eine Querbrücke auf. Ovidukte paarig, meist mit Ausbuchtungen oder verästelt. Ihr Ende ist drüsig oder mit drüsigen Ausstülpungen (Kittdrüsen) versehen, deren Sekret das Material für die Eiersäckchen liefert (siehe Brutpflege). Oft findet sich ein bei-



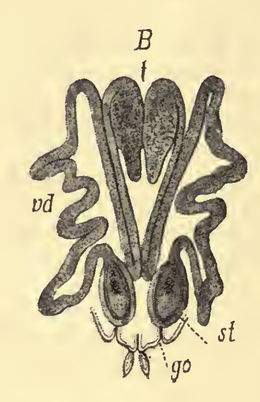


Fig. 248. **Geschlechtsorgane von Lernanthropus** (nach Heider). *A* Weibliche, *B* männliche Organe. *ov* Ovarium, *od* Ovidukt, *kd* Kittdrüsen, *rs* Receptaculum seminis, *go* Geschlechtsöffnung, *p* Porenkanal zur Spermatophore, *bk* brauner Körper, *sp* Spermatophore, *t* Hode, *vd* Vas deferens, *st* Spermatophorentasche.

den Eileitern gemeinsames Receptaculum seminis. Geschlechtsöffnung paarig am ersten Abdominalsegment (bisweilen an seiner hinteren Grenze) entweder ventral, oder seitlich oder (selten) dorsal. Samenleiter paarig oder unpaar, dann meist einseitig, mit drüsigem Abschnitt, welcher die Hülle der Spermatophore liefert, und häufig mit erweitertem, als Spermatophorentasche fungirendem Abschnitt. Geschlechtsöffnungen am Genitalsegment paarig oder unpaar; im zweiten Falle häufig asymmetrisch.

Arguliden. Zwei paarige Hoden in der Schwanzflosse, 2 Vasa deferentia mit gemeinsamer Samenblase. In jedes Vas deferens mündet ein weit von vorne kommender Drüsenschlauch ein. Beide Vasa deferentia vereinigen sich unter dem Darm zu einem gemeinsamen Ductus ejaculatorius, der am Ende des letzten Brustsegmentes auf einem papillenförmigen Vorsprung ausmündet. Ovarium unpaar, der Anlage nach asymme-

trisch, im Thorax. Eileiter der Anlage nach paarig, einseitig verkümmert, mündet an der Basis der Schwanzflosse. 2 vom weiblichen Geschlechtsapparat völlig getrennte Receptacula seminis an der Unterseite der Schwanzflosse.

Cirripedien. Die vielfach gelappten Ovarien sind bei den Balaniden paarig und liegen in der Tiefe des Schalenkranzes (Fig. 208, pag 309) in demjenigen Theil der Leibeshöhle, welcher sich in die Manteldupllicatur hinein erstreckt. Bei den Lepadiden (Fig. 206, pag. 308) liegen die zu einer Masse vereinigten Ovarien in dem als Stiel bezeichneten vorderen Kopftheil des Körpers. Sowohl bei Balaniden als bei Lepadiden münden die Endabschnitte der Ovidukte auf einem Vorsprung am Basalglied des vorderen Rankenfusspaares aus. Diese Lage verdient deshalb besonders hervorgehoben zu werden, weil die Geschlechtsöffnungen sonst bei keinem Krebse so weit vorne liegen.

Bei den Rhizocephalen (Fig. 249) erfüllen die Ovarien in Form zweier gelappter, mit einander vereinigter Massen den grössten Theil des Eingeweidesackes des nur dem Kopfe der übrigen Cirripedien entsprechenden Körpers. Jederseits öffnen sie sich in ein Atrium (*at*), in welches die Cementdrüse (*cd*) einmündet, und welches seinerseits in den Brutraum (*bh*) sich öffnet. Das Ovarium soll bei Sacculina der Anlage nach unpaar sein.

Die Hoden liegen bei den Balaniden und Lepadiden (Fig. 206 *t*) als 2 reich verästelte Schläuche zu Seiten des Darmes und setzen sich in 2 Vasa deferentia fort, die, bevor sie sich an der Basis des am hintersten Leibesende befindlichen Cirrus zu dem gemeinsamen Ductus ejaculatorius vereinigen, zu Samenblasen anschwellen. Einfach schlauchförmig sind die beiden Hoden der Rhizocephalen (Fig. 249 *t*), deren Vasa deferentia da in den Brutraum ausmünden, wo der Eingeweidesack sich in den Stiel fortsetzt. Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Cirripedien siehe auch weiter unten.

Viel einheitlicher als bei den Entomostraken gestalten sich die

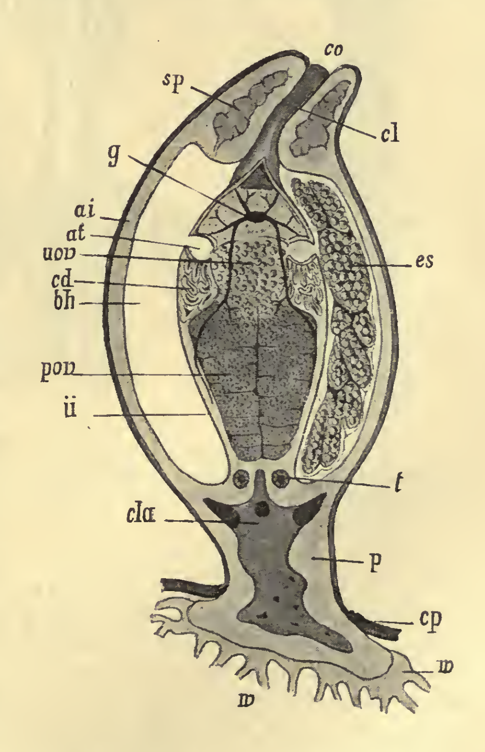


Fig. 249. **Längsschnitt durch eine reife Sacculina carcini externa,** senkrecht auf die Symmetrieebene (nach Delage). *co* Kloakenöffnung, *sp* Sphinkter der Kloake *cl*, *g* Ganglion, *ai* äussere Integumentlamelle, die Bruthöhle bedeckend, *at* weibliches Geschlechtsatrium, in welches der unpaare Theil (*uov*) des Ovariums und die Cementdrüse (*cd*) einmündet, *bh* Bruthöhle, links leer gezeichnet, rechts mit Eierschläuchen *es*, welche die sich entwickelnden Eier enthalten, *pov* der paarige Theil des Ovariums, *ii* innere, den eigentlichen Körper oder Eingeweidesack bedeckende Integumentlamelle, *p* Stiel, durch die Oeffnung im Schalenpanzer (*cp*) des Wirthes hindurchtretend, *w* Ansätze der Wurzeln am Stiel, *cla* Centrallacune des Stieles, sich in Lacunen der äussern Integumentlamelle, der Wurzeln u. s. w. fortsetzend = Leibeshöhle, *t* Hoden.

Geschlechtsorgane bei den Malacostraken. Während die beiden Ovarien und die beiden Hoden bei den Leptostraken und Arthrostraken getrennt bleiben, sind sie bei den Thoracostraken mit wenigen Ausnahmen durch ein unpaares Zwischenstück über dem Darme verbunden.

Leptostraca. Ovarien und Hoden sind langgestreckte Schläuche, welche beim geschlechtsreifen Thier dorsalwärts zu Seiten des Darmes von der Gegend des Kaumagens bis in das letzte Abdominalsegment verlaufen. Die beiden kurzen Samenleiter des Männchens münden in der für die Malacostraken typischen Weise, auf einem vorragenden Zapfen am Basalglied des Protopoditen des 8. Thoracalfusspaares. Auch die Mündung der Ovidukte liegt wahrscheinlich, wie bei den übrigen Malacostraken, am drittletzten Brustsegmente.

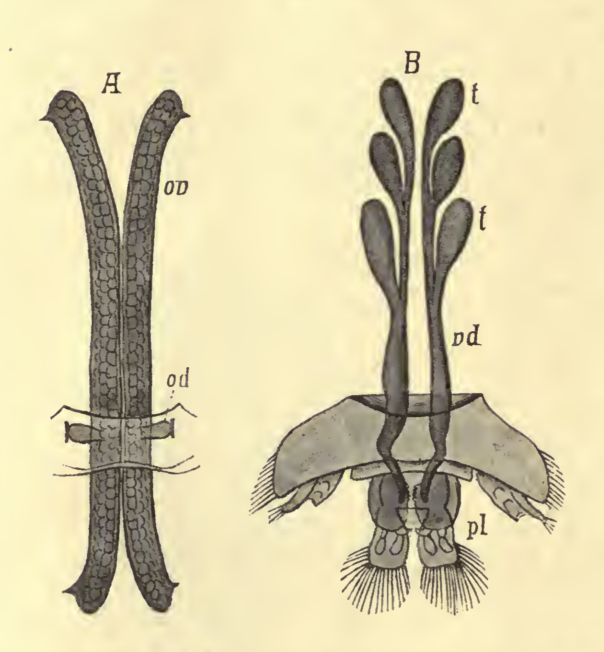


Fig. 250. **A Weiblicher, B männlicher Geschlechtsapparat von Asellus aquaticus** (nach O. Sars). *ov* Ovarium, *od* Ovidukt, *t* Hodenlappen, *vd* Vas deferens, *pl* 1. und 2. Pleopodpaar.

Arthrostraca. Hoden und Ovarien sind fast immer einfache, paarige Schläuche, die bald den grössten Theil der Brust und des Abdomens durchziehen, bald sich auf die Brust oder einen Theil der Brust beschränken. Bei den meisten Isopoden zerfällt der Hode jederseits in drei Schläuche (Fig. 250 B), die aber ein gemeinsames Vas deferens besitzen. Die Ovidukte münden, indem an ihrem Ende häufig Receptacula seminis entwickelt sind, am drittletzten Thoracalsegment in den Brutraum. Sehr häufig (Isopoden, Anisopoden) treten die weiblichen Geschlechtsöffnungen nur zur Zeit der Brutsackbildung auf. Eigenthümliche Erscheinungen zeigen sich zur Zeit der Fortpflanzung bei den Onisciden. Die beiden (Einstülpungen der äusseren Haut darstellenden) Receptacula stehen anfänglich mit den Enden der Ovidukte nicht in offener Verbindung. Erst nachdem bei der Begattung Samen in die Receptacula gelangt ist, tritt derselbe durch Platzen der Receptaculumwand in die Ovidukte über und bewirkt die Befruchtung der Eier in den Ovarien. Nun häutet sich das Thier und wirft bei der Häutung die Receptacula ab, so dass nunmehr die beiden Geschlechtsöffnungen nicht mehr vorhanden sind. Die befruchteten Eier gelangen vielmehr aus dem Ovarium in die Leibeshöhle und von da durch eine sich neu bildende unpaare Geburtsöffnung im vorletzten Thoracalsegment in den Brutraum. Später wird ein neuer Schub von Eiern im Ovarium durch von der ersten Begattung zurückbleibendes Sperma befruchtet und

gelangt auf dem nämlichen Wege in die Bruthöhle. Nachdem dieser zweite Schub von Eiern sich im Brutraum entwickelt und die ausschlüpfenden Jungen letzteren verlassen haben, häutet sich das Thier und erscheint dann wieder so, wie es vor der Begattung war.

Fig. 251. Fig. 252.

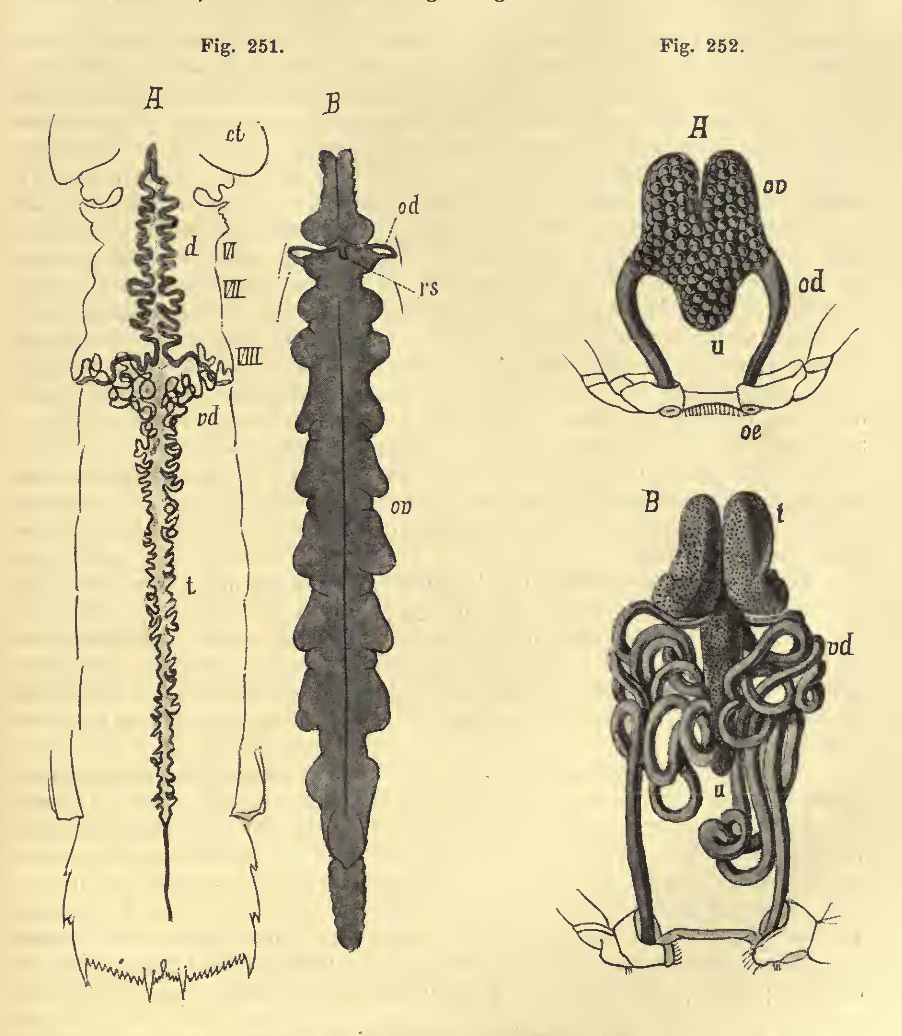


Fig. 251. **Geschlechtsorgane von Squilla mantis** (nach GROBBEN). ***A*** Männliche, ***B*** weibliche Organe. *ct* hinteres Ende des Cephalothoracalschildes, *VI*, *VII*, *VIII* die 3 hintersten freien Brustsegmente, *t* Hode, *vd* Vas deferens, *d* Anhangsdrüse, *ov* Ovarium, *od* Ovidukt, *rs* Receptaculum seminis.

Fig. 252. **Geschlechtsorgane des Flusskrebses.** ***A*** Weibliche, ***B*** männliche Organe. *ov* Ovarium, *u* unpaares Stück desselben, *od* Ovidukt, *oe* Geschlechtsöffnung, *t* Hoden, *vd* Vas deferens. (Nach HUXLEY.)

Thoracostraca. Die Geschlechtsorgane der Cumaceen und zum Theil auch diejenigen der Schizopoden bedürfen noch einer genauern Untersuchung. — Die paarigen Geschlechtsdrüsen der Thoracostraken sind nur bei Cumaceen (?)

und Paguriden nicht durch ein unpaares Stück verbunden, welches, immer über dem Darm verlaufend, bei den Decapoden und Schizopoden im Thorax, bei den Stomatopoden (Fig. 251) im Telson liegt. Mit Ausnahme der Stomatopoden und Paguriden, wo Ovarien und Hoden im Abdomen ihre Lage haben, sind die Keimdrüsen ganz oder grösstentheils auf die Brust beschränkt. Sie liegen überall zwischen Darm und Herzen. Der Hode stellt jederseits ein Rohr dar, welches entweder einfach gestreckt bleibt (z. B. bei den Stomatopoden) oder in vielfachen Windungen knäuelartig aufgewunden ist (z. B. bei Paguristes, Carcinus) oder mit einfachen seitlichen Ausstülpungen versehen ist (Beispiel: Palinurus) oder sich vielfach verzweigt und an den Enden der Zweige Bläschen trägt (Beispiel: Astacus). Er ist von einer bindegewebigen Hüllhaut eingehüllt. Die Vasa deferentia, welche, wie im weiblichen Geschlechte die Ovidukte, da wo die Keimdrüsen im Thorax liegen nach hinten, da wo sie im Abdomen liegen nach vorn verlaufen, sind meist lang und vielfach gewunden. Sie zerfallen in zwei Abschnitte, einen dem Hoden zunächst liegenden Theil und einen distalen drüsigen, häufig mit kleinen Ausstülpungen versehenen Theil, der sich in den stark muskulösen Ductus ejaculatorius fortsetzt. Dieser mündet am Basalglied des letzten Thoracalfusspaares entweder auf einer wulstartigen Erhebung (Macruren) oder an der Spitze eines röhrenförmig verlängerten Penis (Brachiuren, Schizopoden) nach aussen. Bei den Stomatopoden mündet an der Spitze des Penis zugleich mit dem Ductus ejaculatorius der Ausführungsgang einer paarigen schlauchförmigen, accessorischen Drüse (Fig. 251, A, *d*) aus, welche in den freien Brustsegmenten liegt und vorn durch ein unpaares Zwischenstück verbunden ist.

Die Ovarien stimmen im Allgemeinen in Lage und Form mit den Hoden überein, doch zeigen sie insofern ein einfacheres Verhalten, als sie einfache Schläuche oder Blasen darstellen. Bei Squilla zeigen sie segmentale Ausbuchtungen. Die Eileiter sind kürzer und nicht so gewunden wie die Samenleiter. Sie münden an der typischen Stelle am drittletzten Thoracalsegment, bei Squilla unmittelbar zu Seiten eines medianen Receptaculum seminis.

Auf die Ei- und Samenbildung bei den Krebsen kann hier nicht näher eingegangen werden. Nur die Eibildung der Cladoceren soll, als ein besonderes Interesse darbietend, kurz besprochen werden. Vom Keimlager sondern sich successive Gruppen von je vier Keimzellen, von denen, wenn es sich um die Produktion von Sommereiern handelt, nur je eine zu einem Ei wird, während die anderen als Nahrung verbraucht werden. Bei der Produktion von Wintereiern aber wird nur von jeder zweiten Gruppe von Keimzellen eine Zelle zu einem Ei, während die übrigen 7 Zellen der Doppelgruppe zur Ernährung des einen Eies dienen.

XI. Sexueller Dimorphismus.

Ein solcher ist bei allen Krebsen in mehr oder minder ausgeprägter Weise vorhanden. Es giebt wohl keinen äusseren oder inneren Körpertheil, der nicht bei irgend einer Art, Gattung oder Ordnung von Krebsen in den beiden Geschlechtern verschieden gebaut sein könnte, und diese Verschiedenheiten haben einen hohen systematischen und biologischen Werth. Hier können nur die wichtigsten und am allgemeinsten verbreiteten hervorgehoben werden.

Die sexuellen Verschiedenheiten lassen sich alle in letzter Linie aus der Sorge für die Nachkommenschaft, aus der Sicherung der Fortpflanzung erklären. Wir finden erstens: Einrichtungen, welche die Begattung von

Männchen und Weibchen erleichtern, diese treffen wir vornehmlich am Körper der Männchen. Zweitens: Einrichtungen, welche eine gedeihliche Entwickelung der Eier sichern, diese Einrichtungen zur Brutpflege treffen wir bei den Weibchen.

Männliche Sexualcharaktere. a) Die Männchen der Krebse sind durchgehends kleiner und häufig auch beweglicher als die Weibchen. Auffallend ist dieser Grössenunterschied ganz besonders bei parasitischen und festsitzenden Krebsen, wo die winzig kleinen Männchen (wie bei Cirripedien und parasitischen Isopoden) geradezu als Zwergmännchen bezeichnet werden. Ueberall da, wo wie bei den genannten Gruppen und den parasitischen Copepoden, die Weibchen durch weitgehenden Parasitismus so deformirt und degradirt sind, dass sie als Krebse fast ganz oder ganz unkenntlich werden, erscheinen die Männchen nicht so weit degradirt; meist sind sie noch frei beweglich, mit deutlichen Gliedmaassen ausgestattet, und lassen einige Aehnlichkeit mit den nächsten frei lebenden Verwandten erkennen. Diese geringere Degeneration lässt sich im Allgemeinen als ein Stehenbleiben auf einem Larvenstadium erkennen. Die parasitischen Krebse durchlaufen, wie wir sehen werden, eine Metamorphose. Frei lebende Larvenformen mit typischen Krebscharakteren ermöglichen die Infektion neuer Wirthe. Die Degradation und Verkrüppelung des Körpers tritt erst ein, nachdem die Larve sich am Körper des definitiven Wirthes festgesetzt hat. Bei den Männchen tritt diese Degradation nicht oder doch nicht in dem Maasse ein, und zwar deshalb nicht, weil sie durch Beibehaltung der freien Beweglichkeit die Möglichkeit der Begattung und Befruchtung der Weibchen

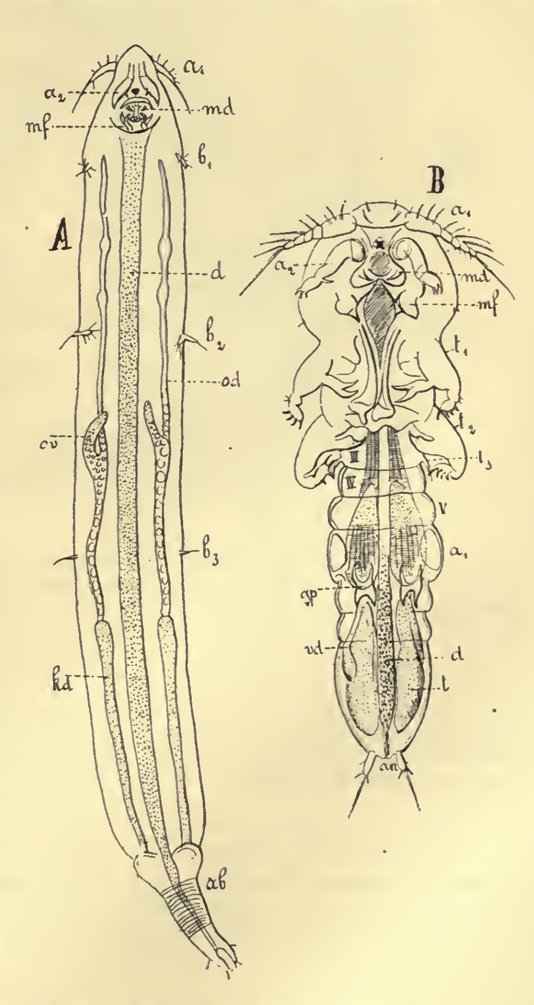


Fig. 253. **Lernaeascus nematoxys.** *A* Weibchen, *B* Männchen, stärker vergrössert. a_1 Vordere, a_2 hintere Antennen, *md* Mandibeln, *mf* Maxillarfüsse, b_1, b_2, b_3, t_1, t_2, t_3 Brustfüsse, *od* Ovidukt, *ov* Ovarium, *kd* Kittdrüse, *ab* Abdomen, *d* Darm, *III*, *IV*, *V* Thoracalsegmente, a_1 1. Abdominalsegment, *gp* Genitalplatten, *vd* Vas deferens, *t* Hoden. (Nach Claus.)

sichern müssen. Häufig freilich (so bei parasitischen Cirripedien) sind auch beim Männchen innere Organe (mit Ausnahme des Hodens) hochgradig degenerirt, deshalb wohl, weil die einzige Aufgabe des Männchens im Aufsuchen und in der Befruchtung des Weibchens besteht. So fehlt der Darm den Zwergmännchen der Cirripedien, die an ihren Bestimmungsort, den Körper des Weibchens, gelangt, hier ein halbparasitisches Leben führen. Gelangen sie nicht an diesen Ort, so haben sie ihre Lebensaufgabe verfehlt und gehen zu Grunde.

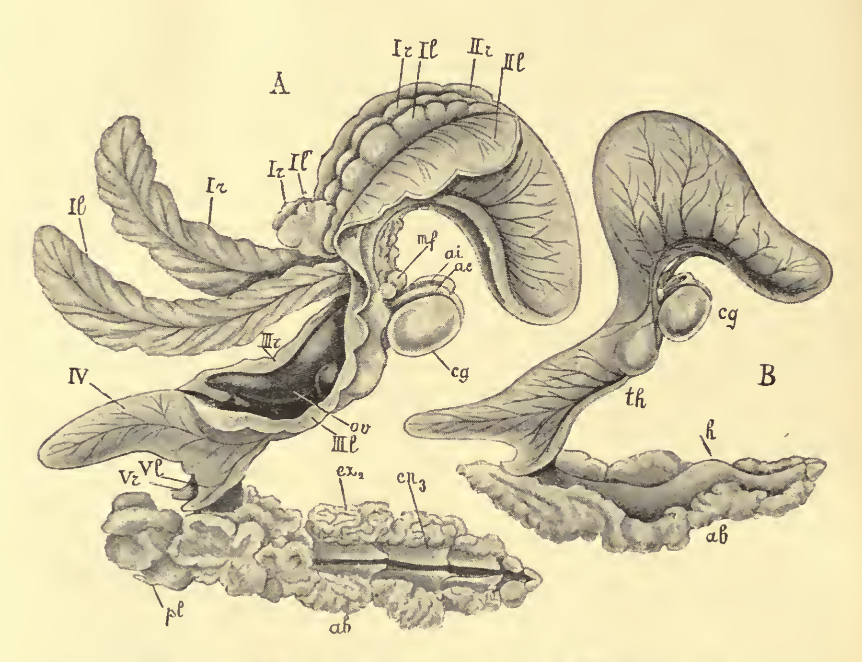


Fig. 254. **Portunion Maenadis. Erwachsenes reifes Weibchen** (nach GIARD und BONNIER). ***A* Mit in der ventralen Medianlinie theilweise geöffneter Bruthöhle und auseinandergelegten Brutlamellen.** Das Abdomen *ab* ist so gelegt, dass man dessen Bauchseite sieht. *Ir* die vorderen, mittleren und hinteren Lappen der rechten 1. Brutlamelle, *Il* dieselben der linken 1. Brutlamelle, *IIr* und *IIl* rechte und linke Brutlamelle des 2., *IIIr* und *IIIl* des 3. Paares, *IV* 4. Brutlamelle, *Vr* und *Vl* 5. Brutlamelle (rechte und linke), *pl* Pleurallamelle des 1. Abdominalsegmentes, ex_2 Exopodit des Pleopoden des 2. Abdominalsegmentes, en_3 Endopodit des Pleopoden des 3. Abdominalsegmentes, *ov* Ovarium, *cg* Cephalogaster, *ae* äussere, *ai* innere Antenne, *mf* Maxillarfuss. ***B* Erwachsenes Weibchen ohne geöffnete Bruthöhle.** Man sieht das Abdomen *ab* schief von oben, *th* Thorax, *cg* Cephalogaster, *h* Herzbuckel.

Von den Zwergmännchen soll nachher noch gesprochen werden. Beistehende Figuren (Fig. 253, 254, 255) veranschaulichen den gewaltigen sexuellen Dimorphismus bei gewissen parasitischen Copepoden und Isopoden.

b) Die Riech- und Spürfäden an den vorderen Antennen sind bei den Männchen der Krebse stets in viel grösserer Anzahl vorhanden als bei den Weibchen.

c) Bei den Krebsmännchen verschiedenster Abtheilungen dienen, abgesehen von den eigentlichen Begattungsgliedern, in zweckentsprechender Weise umgestaltete Gliedmaassen als „Hülfsorgane bei der Begattung" zum Erhaschen, Erfassen und Festhalten des Weibchens. So die hin-

teren Antennen von Branchipus, die Greifhaken an den vorderen Beinpaaren der Estheriden, die Einrichtungen zum Festhalten des Weibchens an der 2. Antenne oder am Kieferfusse von Ostracoden, die vorderen (Greif-)Antennen der Copepoden u. s. w. Bei den Amphipoden sind meist die Greifhaken an den vorderen Brustfüssen beim Männchen stärker entwickelt als beim Weibchen. Bei Anisopoden (Tanais dubius) sind sogar 2 Formen von Männchen beobachtet worden, von denen jede durch bestimmte Organisa-

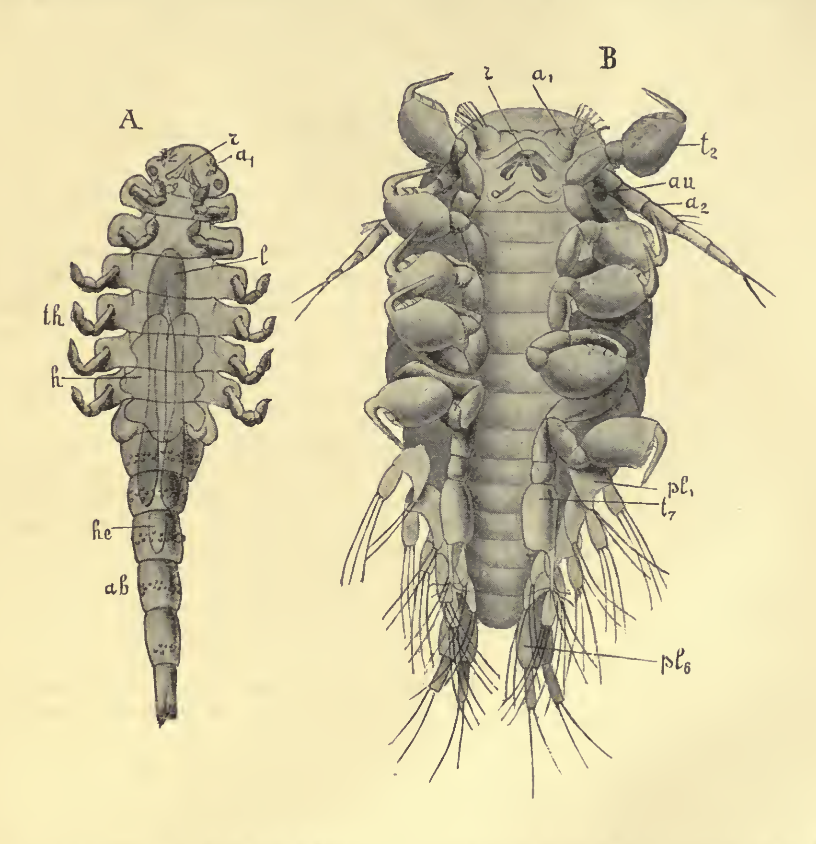


Fig. 255. *A* **Erwachsenes Männchen von Cancrion miser (mit Portunion Fig. 254 nahe verwandt)** (nach GIARD und BONNIER). *r* Rostrum, a_1 vordere Antenne, *th* Thorax, *l* Leber, *h* Hode, *he* Herz, *ab* Abdomen. *B* **Ausgeschlüpfter Embryo von Portunion Maenadis** (nach GIARD und BONNIER). Von der Bauchseite. t_2 Fuss des 2., t_7 des 7. Thoracalsegmentes, a_2 2. Antenne, pl_1 1., pl_6 6. Pleopod, *au* Auge.

tionsverhältnisse besonders gut befähigt erscheint, sich in den Besitz des Weibchens zu setzen. Man kann nämlich Riecher und Packer unterscheiden. Die ersteren haben zahlreichere Riechfäden an den Antennen, die letzteren viel grössere und sehr bewegliche Scheeren an den Scheerenfüssen. Bei den Decapodenmännchen erscheinen das vorderste oder die beiden vordersten Pleopodpaare zu Hülfswerkzeugen bei der Begattung umgebildet. Sie dienen z. B. beim Flusskrebs bei der Begattung als Röhren oder Rinnen zur Fortleitung der Spermatophoren von der Geschlechtsöffnung weg an ihren Bestimmungsort. Die übrigen Pleopoden, welche beim Weibchen die

befruchteten Eier tragen, sind beim Männchen reducirt oder können, wie bei den Brachyuren, ganz fehlen. Häufig sind bei den Decapodenmännchen auch die Scheeren der grossen Scheerenfüsse stärker entwickelt als beim Weibchen.

Einrichtungen zur Brutpflege. Es kommt bei den Krebsen selten vor, dass das Weibchen die befruchteten Eier einfach ablegt, etwa an fremde Gegenstände befestigt und ihrem Schicksale überlässt. Wir constatiren vielmehr fast überall, dass die Weibchen die befruchteten Eier derart an oder in ihrem eigenen Körper zurückbehalten, dass letztere geschützt sind und oft noch vom mütterlichen Körper aus ernährt werden. Unter dem Schutze des mütterlichen Körpers entwickeln sich die Eier, bis die Larven oder die jungen Krebse ausschlüpfen, und auch diese bleiben bisweilen noch einige Zeit an ihrer Geburtsstätte.

Bei den Cirripedien werden die Eier im Innern der Schale zwischen Mantel und Körper des Thieres geborgen. Bei den Rhizocephalen spaltet sich das Integument in eine äussere Lamelle (Mantel) und in eine innere (Wandung des Eingeweidesackes). Zwischen beiden entsteht ein Brutraum (Fig. 249, p. 383), in welchen die aus dem weiblichen Atrium austretenden Eier hineingelangen und in dem sie sich entwickeln. Die Eier sind hier jederseits in einen reich verzweigten, von einer chitinigen Membran gebildeten Sack eingeschlossen, welcher genau die Form der in das weibliche Atrium einmündenden Cementdrüse wiederholt. Der Sack ist nämlich nichts als die innere cuticulare Auskleidung der Cementdrüse, welche bei der Eiablage abgestossen wird und sich mit den aus dem Ovarium austretenden Eiern füllt. Die sich aus den Eiern im Brutraum entwickelnde Naupliusbrut gelangt durch die als Kloake bezeichnete Oeffnung desselben nach aussen. Bei den Branchiopoden finden sich verschiedene Einrichtungen zur Brutpflege. Bei den beschalten Formen werden die Eier unter der Schale geborgen, und zwar entweder (Apus) in zu Eiersäckchen umgewandelten Anhängen gewisser Beinpaare oder an fadenförmigen Anhängen solcher Beinpaare (Estheriden). Bei den Cladoceren machen die Eier ihre Entwicklung in einem Brutraum (Fig. 193, pag. 293) durch, welcher dorsalwärts zwischen Schale und Körper sich entwickelt, durch besondere Vorrichtungen nach aussen völlig abgeschlossen wird und ein zur weiteren Ernährung dienendes Brutwasser enthält. Bei manchen Cladoceren bildet sich um je 1 oder 2 Wintereier eine Hülle (Ephippium), welche als eine sattelförmige Verdickung der Rückenhaut der Schale gebildet und mit den Wintereiern selbst abgeworfen wird. Sie stellt eine Schutzeinrichtung für die überwinternden Wintereier dar und ist häufig mit Einrichtungen versehen, welche eine passive räumliche Verbreitung erleichtern. Bei den Copepoden gelangen die aus den Geschlechtsöffnungen austretenden Eier in das Innere von frei vom Körper (am Genitalsegment) abstehenden Eiersäckchen, die aus dem von den Kittdrüsen gelieferten Sekret gebildet werden. Wo die beiden Geschlechtsöffnungen, von einander ziemlich weit entfernt, seitlich oder dorsalwärts am Genitaldoppelsegment liegen, finden sich 2 paarige Eiersäckchen; wo sie einander sehr genähert auf der Bauchseite liegen, wird ein unpaares medianes Eiersäckchen gebildet (Fig. 195, p. 294). Diese Eiersäckchen sind für die Copepoden so charakteristisch, dass auch die durch Parasitismus am meisten deformirten Copepodenweibchen danach leicht als solche zu erkennen sind. Nur bei den Notodelphyden gelangen die Eier in einen von Hautduplicaturen begrenzten dorsalen Brutraum. Die Weibchen der Leptostraken bergen die Eier und ausgeschlüpften

Larven zwischen den lamellösen Brustfüssen. Bei den Weibchen der Arthrostraken, Schizopoden und Cumaceen entwickeln sich bei eintretender Geschlechtsreife die schon früher besprochenen Brutlamellen an den Basalgliedern der Brustfüsse. Diese Brutlamellen bilden, indem sie von rechts und links her übereinandergreifen, den Boden eines Brutraumes, dessen Decke das ventrale (sternale) Integument der Brust ist (Fig. 219, pag. 325). In diesen Brutraum gelangen die Eier. In ihm entwickeln sie sich weiter. Häufig verharren auch noch die ausschlüpfenden Jungen oder Larven einige Zeit in ihm. Die Weibchen der Decapoden befestigen die austretenden Eier vermittelst des Sekretes der schon früher erwähnten Kittdrüsen auf der Unterseite des Abdomens an die Pleopoden. Bei den Brachyuren, deren schildförmiges Abdomen auf die Sternalseite des Cephalothorax umgeklappt ist, ist das Abdomen beim Weibchen meist bedeutend grösser und breiter als beim Männchen und geeigneter, die Eiermasse zu decken und zu beschützen. Derselbe Unterschied, wenn auch oft nicht so ausgesprochen, lässt sich auch bei den Macruren constatiren.

XII. Ueber Hermaphroditismus bei Krebsen.

Hermaphroditismus ist bei Krebsen eine seltene Erscheinung und findet sich nur bei festsitzenden und parasitischen Formen, nämlich bei den festsitzenden und parasitischen Cirripedien und bei parasitischen Isopoden. Die Geschlechtsverhältnisse sind bei diesen Gruppen sehr interessant und müssen noch mit einigen Worten besprochen werden.

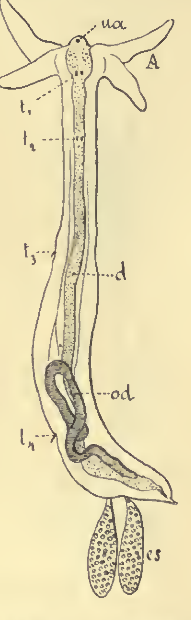


Fig. 256. Lernaeocera esocina, Weibchen. *ua* Stirnauge, t_1, t_2, t_3, t_4 rudimentäre Brustfüsse, *d* Darm, *od* Ovidukt, *es* Eiersäckchen, *A* Armfortsätze am vorderen Körperende. (Nach CLAUS.)

Cirripedien. Wenn man von hermaphroditischen Balaniden und Lepadiden spricht, so meint man die bekannten festsitzenden Seepocken und Entenmuscheln, deren Organisation als für die Cirripedien charakteristisch gilt. Nun giebt es aber Lepadiden (Ibla und viele Scalpellumarten), bei welchen ausser den hermaphroditischen Individuen noch kleine Zwergmännchen vorkommen. Diese letzteren leben nach Art von Parasiten am Körper der hermaphroditischen Individuen, gewöhnlich in einer Mantelfalte am Schliessrand des Scutums. In ihrem Bau und ihrer Gestalt erinnern sie durchaus nicht an die Hermaphroditen. Sie kommen nicht weit über das sogenannte Cyprisstadium hinaus, ihr Körper ist fast wurmförmig und besitzt ausser den Antennen nur noch 4 Paar verkümmerte Rankenfüsse. Die Mundgliedmaassen fehlen. Es fehlt ein Mund, der Darmkanal ist rudimentär, der Hoden unpaar. Offenbar sorgen diese verkümmerten Zwergmännchen gelegentlich für eine Fremdbefruchtung der hermaphroditischen Individuen.

Nun giebt es einzelne Scalpellumarten (Sc. ornatum, regium, parallelogramma, nymphocola), ferner die Gattungen Cryptophialus und Alcippe, bei denen Zwergmännchen vorkommen, bei denen aber die den hermaphroditischen Individuen verwandter Cirripedien entsprechenden Individuen nicht hermaphroditisch, sondern blos weiblich sind. Hier herrscht also

Trennung der Geschlechter mit ausgeprägtem Dimorphismus. Die Mehrzahl der Cirripedien scheinen aber hermaphroditisch ohne Zwergmännchen zu sein. Die Rhizocephalen sind hermaphroditisch mit Zwergmännchen, welche auf dem Cyprisstadium stehen bleiben.

Anderer Art ist der Hermaphroditismus bei gewissen parasitischen Isopoden. Die Cymothoiden sind proterandrisch hermaphrodit, d. h. in der Jugend sind sie männlich, später gehen die männlichen Begattungsglieder verloren, und die erwachsenen Thiere verhalten sich ausschliesslich als Weibchen (Fig. 257).

Die Geschlechtsverhältnisse bei den Entonisciden (Portunion) sind wahrscheinlich folgende. Die in charakteristischer Weise deformirten, grossen Parasiten (Fig. 254) sind proterandrisch hermaphroditisch, daneben kommen kleine larvale Männchen (Fig. 255 A), die auf einem Larvenstadium zurückbleiben, und ausserdem noch degradirte, sogenannte complementäre Männchen vor. Von mehreren Larven, die zum Wirthe gelangen, dürfte sich diejenige, die den besten Platz am Körper des Wirthes und die reichlichste Nahrung bekommt, zum erwachsenen Thiere entwickeln, das sich alsdann weiblich verhält, die zweitbesternährte Larve dürfte als Männchen auf dem Larvenstadium zurückbleiben, alle anderen dürften zu degradirten complementären Männchen werden.

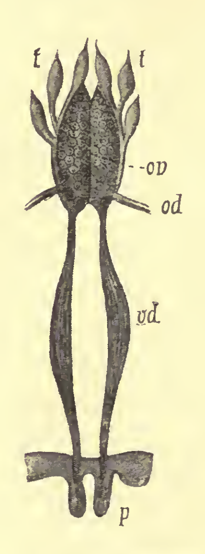


Fig. 257. **Hermaphroditischer Geschlechtsapparat einer jungen Cymothoa oestroides** (nach P. Mayer), etwas schematisirt. *t* Hoden, *ov* Ovarium, *od* Ovidukt, *vd* Vas deferens, *p* Penis.

Die in der Kiemenhöhle von Garneelen schmarotzenden Bopyriden sind getrennt geschlechtlich und stark dimorph, die Zwergmännchen leben am Körper der Weibchen.

Der Ursprung aller dieser eigenthümlichen Geschlechtsverhältnisse ist noch sehr dunkel. Alle freilebenden Krebse sind getrennt geschlechtlich, auch die freilebenden Verwandten der hermaphroditischen Krebse. Daraus und aus der Thatsache, dass nur unter den parasitischen und festsitzenden Krebsen Hermaphroditen sich finden, lässt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit der Schluss ziehen, dass der Hermaphroditismus bei den Cirripedien und Isopoden ein erworbener Zustand ist, vielleicht hervorgerufen durch die geringen Chancen der Befruchtung, welche bei getrennt geschlechtlichen Thieren die festsitzende oder parasitische Lebensweise darbietet. Zur Erklärung des Auftretens eines hermaphroditischen Zustandes überhaupt aber müssen wir annehmen, und dafür sprechen mehrere Beobachtungen, dass die Anlagen der Keimdrüsen indifferent sind, dass sie in einem Falle unter gewissen unbekannten Verhältnissen sich zu Hoden, in einem anderen Falle zu Ovarien entwickeln, unter Umständen aber auch sowohl Ovarien als Hoden liefern können.

Bei den Cirripedien ist die festsitzende und die parasitische Lebensweise offenbar ausserordentlich alt. Wenn die Annahme begründet ist, dass sie von copepodenartigen Formen abstammen, so waren die Vorfahren der Cirripedien beim ersten Auftreten der festsitzenden oder parasitischen Lebensweise wahrscheinlich getrennt geschlechtlich und dimorph, mit kleineren freibeweglichen Männchen, wie dies ja bei vielen parasitischen Copepoden der Fall ist. Die festsitzende oder parasitische Lebensweise

accentuirte sich sodann immer mehr bei den Weibchen und bedingte das Auftreten des Hermaphroditismus bei ihnen. Daneben blieben die Männchen, auf die sich ebenfalls Cirripediencharaktere übertrugen, als Zwergmännchen bestehen, und es blieb so die Möglichkeit einer gelegentlichen Kreuzbefruchtung gewahrt. Bei den meisten Cirripedien dürften die Männchen mit der Zeit ganz ausgefallen sein und sich der rein hermaphroditische Zustand ausgebildet haben. Bei anderen erwiesen sich vielleicht die Zwergmännchen unter bestimmten Verhältnissen als ausreichend für die Sicherung der Befruchtung, und es bildete sich wieder ein getrennt geschlechtlicher dimorpher Zustand aus.

Bei den Isopoden haben sich die Geschlechtsverhältnisse vielleicht in ganz anderer Weise entwickelt. Wie freilich der proterandrische Hermaphroditismus bei den Cymothoiden entstanden ist, darüber lässt sich zur Zeit nichts Sicheres sagen. Die Geschlechtsverhältnisse der Cryptonisciden und Entonisciden aber sind vielleicht so entstanden zu denken, dass diese Thiere ursprünglich, wie die Cymothoiden, proterandrisch hermaphrodit waren, dass dann aber mit der Zeit ein Theil der Larven sich nur bis zum männlichen Stadium entwickelte und entweder zu larvalen oder zu degradirten Männchen wurde.

Bei den kiemenbewohnenden Bopyriden dürfte das männliche Stadium bei den ursprünglich hermaphroditischen Individuen allmählich unterdrückt worden sein, indem die Zwergmännchen genügten.

Bei der Amphipodengattung Orchestia ist die eigenthümliche Thatsache constatirt worden, dass beim Männchen im Hoden in einem bestimmten Theile des Keimlagers Eier, im übrigen Teile Spermatozoen gebildet werden. Doch gelangen die Eier wohl nie oder nur in Ausnahmefällen nach aussen und sie entwickeln sich jedenfalls nicht weiter. Die hier erwähnte Thatsache, die übrigens nicht allein dasteht, bleibt vor der Hand unerklärt.

XIII. Parthenogenesis. Cyklische Fortpflanzung.

Parthenogenesis kommt unter den Krebsen nur bei Phyllopoden vor, nämlich bei Estheria und Apus unter den Branchiopoden und bei den Cladoceren. Die Männchen sind viel seltener als die Weibchen und treten nur periodisch, bei den Cladoceren im Herbste auf. Die dünnschaligen Sommereier entwickeln sich parthenogenetisch, und es folgen sich im Sommer bei vielen Phyllopoden mehrere Generationen von parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen. Die grösseren, hartschaligen, mit mehr Nahrungsdotter ausgestatteten Wintereier hingegen, welche im Herbst gelegt werden, bedürfen der Befruchtung.

XIV. Ontogenie.

Aus dem massenhaft angehäuften, auch für allgemeine morphologische und biologische Fragen überaus wichtigen Untersuchungsmaterial über die Ontogenie der Krebse soll im Folgenden eine ganz beschränkte Auswahl getroffen werden. Ich will zunächst in kurzen Zügen die Entwickelung der äusseren Körperform einiger weniger Krebse darstellen, die eine längere Metamorphose durchmachen und dann eine Skizze von der Entwickelung der inneren Organisation entwerfen.

A) Die Larvengeschichte der Krebse.

Die Entwickelung von Apus (Ordnung: Phyllopoden, Familie: Branchipoden).

1. Larvenstadium, Nauplius. Aus dem Ei schlüpft eine ovale, hinten birnförmig verschmälerte Larve mit unpaarem Stirnauge und mit drei Gliedmaassenpaaren, von denen das vorderste einfach stabförmig ist, während die beiden hinteren gabelästig sind.

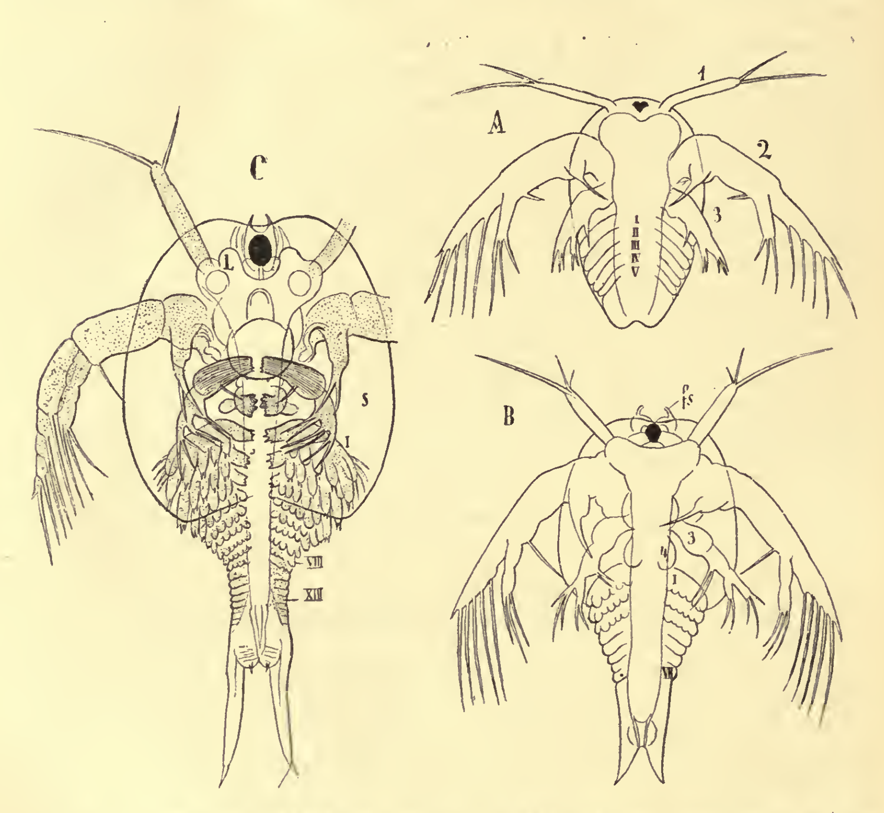


Fig. 258. **Larven von Apus** (nach Claus). *A* **Nauplius**, eben ausgeschlüpft, mit der Anlage der 5 vorderen Rumpfsegmente *I—V*. *B* **2. Larvenstadium** mit der Anlage der vorderen Maxillen und den 7 ersten Rumpfsegmenten. *C* **4. Larvenstadium.** *L* Leber, *s* Schale, *fs* frontales Sinnesorgan.

Die specielle Gestalt und den Borstenbesatz erläutert die Figur (Fig. 258 A). Auf der Dorsalseite des Körpers ist der Rückenschild angelegt. Der After liegt in einer Einkerbung des hinteren Körperrandes. Diese jüngste Larve ist eine **Naupliuslarve**, wie sie in wesentlich übereinstimmender Weise bei so vielen Krebsen das Ei verlässt. Ich will gleich hier die Naupliuslarve der Krebse charakterisiren. Körper ungegliedert mit unpaarem Stirnauge, mit Rückenschild mit frontalen Sinnesorganen (Fäden etc.), mit 3 Paar Gliedmaassen, wovon das vordere einfach stabförmig ist, d. h. aus einer einzigen Reihe von

Gliedern besteht, während die beiden hinteren gabelästig sind, d. h. aus einem Protopoditen, einem Endopoditen und einem Exopoditen (Schaft, Innenast und Aussenast) bestehen. Bei allen Krebsen wird das erste Gliedmaassenpaar des Nauplius zu den vorderen Antennen, das zweite zu den hinteren Antennen, das dritte zu den Mandibeln des erwachsenen Thieres.

Von einer typischen Naupliuslarve nnterscheidet sich der Nauplius von Apus (Fig. 258 A) nur dadnrch, dass im hinteren Dritttheil des Larvenkörpers, vor dem Körperende nnter der Hant schon die Anlagen der 5 vorderen Rnmpfsegmente (I—V) und ihrer Gliedmaassen zn erkennen sind.

2. Larvenstadium. Der Nauplius häutet sich, und die Larve tritt uns auf dem 2. Stadium (Fig. 258 B) in wesentlich anderer Gestalt entgegen. Der Vorderleib ist verbreitert, der Hinterleib kegelförmig verlängert. An der Stirn ragen 2 Griffel (frontale Sinnesorgane) vor. Der Rückenschild hat sich vergrössert. Am Basalglied des 3. Gliedmaassenpaares (Mandibulargliedmaasse) hat sich ein Kieferfortsatz gebildet. Hinter den Mandibulargliedmaassen zeigt sich die Anlage des ersten Maxillenpaares (4). Die 5 vorderen Segmente des Rumpfes lassen sich dentlicher unterscheiden, ebenso die Anlagen der vorderen 3—4 Paare von Rumpfgliedmaassen, diese als Qnerwülste. Später hebt sich auch ein 6. Segment ab und hinter ihm die Anlagen der 2 nachfolgenden Segmente. Die Vorwölbungen zn beiden Seiten des Afters haben sich in ansehnliche Furcalfortsätze verlängert. Mit der 2. Häutung tritt die Larve in das

3. Larvenstadium, mit den vorderen 6 gelappten Rumpffusspaaren, deren Grösse und Differenzirung von vorn nach hinten abnimmt, und die schon deutlich die charakteristische Form der Phyllopoden-Schwimmfüsse mit ihren Enditen, Exopoditen und Kiemensäckchen zeigt. Hinter den vorderen 6 Rumpfsegmenten sind 2, später 3 weitere zu unterscheiden und hinter den vorderen Maxillen sind die Anlagen der hinteren aufgetreten. Der Rückenschild bedeckt vorerst nnr die beiden vorderen Rumpfsegmente.

4. Larvenstadium, mit 7 vorderen gelappten Rumpffusspaaren (Fig. 258 C). 3—4 vordere Rumpfsegmente vom Rückenschild bedeckt. 8.—9. Beinpaar mit beginnender Lappenbildung, 10.—13. Rumpffnsspaar in der Entstehung begriffen. Anlagen des paarigen Auges. Ruderantennen (2. Antennen) mit grossen Kieferhaken.

5. Larvenstadinm. 9 vorderste Rumpffusspaare gelappt. Zehntes in Lappenbildung begriffen, 11., 12., 13., 14. Fusspaar angelegt. Dahinter 6 neue Segmentanlagen. Gegenüber der bis jetzt durch die vorderen 2 Beinpaare erfolgenden Fortbewegung tritt jetzt die Bewegung durch die Rumpffüsse (Schwimmfüsse) in den Vordergrund. Der Mandibularfuss ist gegenüber früher sehr stark redncirt, sein Haupttheil ist der Kieferfortsatz.

Weitere Larvenstadien. Es folgen nun noch sehr zahlreiche Häutungen. Immer neue Schwimmfusspaare legen sich hinter den schon gebildeten an und differenziren sich von vorn nach hinten. Der Mandibularfuss verkümmert immer mehr, bis sich schliesslich nur noch sein Kieferfortsatz erhält. Auch die Ruderfüsse der Larven (2. Antennen) verkümmern. Der Rückenschild breitet sich immer weiter aus. Ganz allmählich bildet sich die Gestalt der erwachsenen Thiere aus.

Man ersieht aus dieser Larvengeschichte, 1. dass sich im Allgemeinen der Körper und seine Anhänge ganz allmählich von vorn nach hinten differenziren, dass sich fortschreitend, wenn auch hie und da schubweise, immer neue Segmente und Gliedmaassen hinter den schon gebildeten anlegen, und dass der hinterste Leibesabschnitt der Bildungsherd ist, von dem diese Differenzirung ausgeht;

2. dass im Einzelnen Abweichungen von dieser Bildungsweise zu constatiren sind. Die Maxillen zeigen in der Reihenfolge der Gliedmaassen von vorn nach hinten ein verspätetes Auftreten. Diese Thatsache ist wichtig, weil bei den Phyllopoden die Maxillen im erwachsenen Zustand im Vergleich zu anderen Krebsen sehr vereinfacht sind.

3. Die Mandibeln, im erwachsenen Zustande tasterlose Kauladen, sind bei jungen Larven wohl entwickelte Spaltfüsse.

4. Die hinteren Antennen, im erwachsenen Zustande verkümmert, stellen bei den jungen Larven als grosse 2-ästige Ruderarme die Hauptbewegungsorgane dar.

Entwickelung von Cetochilus (Ordnung: Copepoda, Familie: Calanidae).

1. Larvenstadium. Typischer Nauplius (Figur 259 A). Am Basalglied der 2. Naupliusantenne ein Kaufortsatz, der für die meisten Naupliusarten der Krebse charakteristisch ist. Mund von einer mächtigen Oberlippe überwölbt, was ebenfalls für zahlreiche andere Naupliuslarven charakteristisch ist. Afteröffnung noch nicht gebildet.

2. Larvenstadium. Körper gestreckter, besonders der hintere Abschnitt. Vorn eine kleine Schalenduplicatur. Am Ende des Stadiums tritt hinter dem Mandibularfusspaar das erste Maxillenpaar als kleiner zweiästiger Fuss auf.

3. Larvenstadium. Metanauplius (Fig. 259 B und C). Hinter dem 1. Maxillenpaar ist das 2. und hinter diesem sind die 2 vorderen Rumpffusspaare, alle als

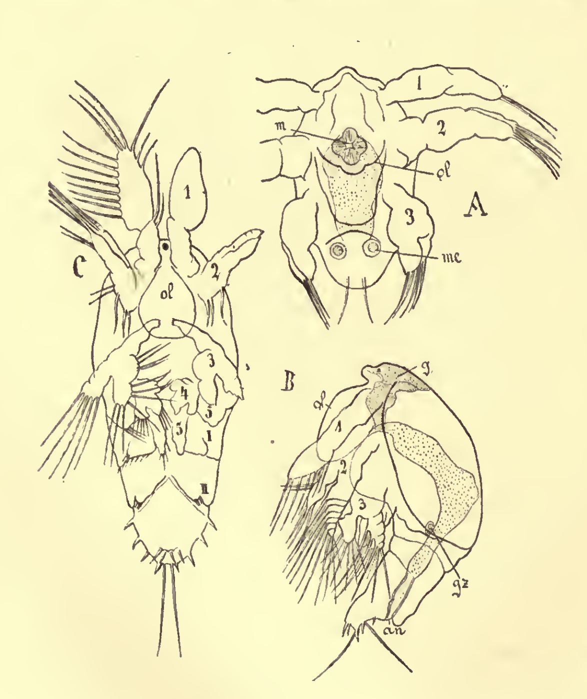


Fig. 259. **Larven von Cetochilus septentrionalis** (nach GROBBEN). *A* **Nauplius.** *B* **Metanauplius** mit der Anlage der 2 ersten Brustfüsse, von der Seite. *C* **Aelterer Metanauplius**. *ol* Oberlippe, *m* Mund, *g* Gehirn, *gz* Genitalzellen, *an* Anus, *me* Urmesodermzellen, 5, 5 die beiden Maxillarfüsse der linken Seite (Exo- und Endopodit der hinteren Maxille).

zweiästige Füsse, angelegt. Die Rückenschale bedeckt den Vordertheil des Körpers bis und mit dem 2. Maxillarsegment. Am Basalglied der Maxillarfüsse hat sich eine Kaulade entwickelt.

Weitere Larvenstadien. Einige Häutungen. Es legt sich ein drittes Rumpfsegment an.

1. Cetochilusstadium. Die Furca am Leibesende ist ausgebildet. Ein 4. Rumpfsegment und der 3. Rumpffuss sind angelegt.

Nach Analogie mit anderen Copepoden brauchen sich jetzt nur noch unter successiven Häutungen die fehlenden Rumpfsegmente und die 2 hintersten Rumpffüsse anzulegen, und dann ist im Wesentlichen die äussere Gestalt des erwachsenen Thieres erreicht. Die beiden getrennt am Körperstamme inserirenden Maxillarfusspaare, welche für die erwachsenen Copepoden charakteristisch sind, entsprechen den Gabelästen des 2. Maxillenpaares, aus denen sie hervorgehen, stellen also zusammen ein Extremitätenpaar dar.

Wir sehen, dass sich auch bei den Copepoden der Körper mit seinen Gliedmaassen allmählich und fortschreitend von vorn nach hinten differenzirt. Entsprechend der ansehnlichen und typischen Ausbildung sämmtlicher vorhandenen Gliedmaassen beim erwachsenen Thier findet aber während der Entwickelung keine Reduktion anfänglich stärker entwickelter Gliedmaassen statt.

Entwickelung von Sacculina (Ordnung: Cirripedia, Unterordnung: Rhizocephala).

Es ist sehr lehrreich, mit dem Entwickelungsgang freilebender Entomostraken denjenigen parasitischer zu vergleichen. Ich wähle die im erwachsenen hermaphroditischen Zustande wohl unter allen Krebsen am meisten degradirte und deformirte Sacculina (Fig. 209, 249). Lässt sich das Thier im erwachsenen Zustand nicht als Krebs erkennen, so demonstrirt die Reihe der Larvenformen, die es während seiner individuellen Entwickelung durchläuft, auf das deutlichste seine Krebsnatur und Verwandtschaft mit Cirripedien.

Naupliusstadium (Fig. 260 A). Aus dem Ei schlüpft ein typischer Nauplius mit seinen charakteristischen 3 Gliedmaassenpaaren. Das schildartig entwickelte Rückenintegument bildet vorn jederseits einen Fortsatz (Stirnhorn) an dessen Basis Drüsen ausmünden. Auf der Stirn 2 Fäden (frontale Sinnesorgane). Ein unpaares Stirnauge. Auf der Unterseite des Kopfes ein ansehnlicher, medianer Vorsprung, an der Stelle, wo bei anderen Cirripedienlarven die umfangreiche Oberlippe liegt. Am Hinterende des Körpers 2 gegliedert abgesetzte Schwanzstacheln. Mund, Darm und After fehlen. In der Nähe des Naupliusauges ein Gehirnganglion. Ungefähr in der Mitte des Körpers liegt ein Zellenhaufen, die Anlage des Ovariums. Der Nauplius häutet sich nun 3 Mal und erfährt während dieser Häutungen eine Reihe von Umgestaltungen, welche

das Cyprisstadium (Fig. 260 B) vorbereiten, in welches der Nauplius nach der 4. Häutung eintritt. Auf diesem Stadium findet sich eine seitlich zusammengedrückte, den Körper vollständig einschliessende Schale, die aus 2 seitlichen Klappen besteht, welche in der dorsalen Mittellinie, ohne zu articuliren, ineinander übergehen. Der Körper besteht aus 3 Regionen, dem umfangreichen Kopf, dem Rumpf und einem rudimentären Endstück (Abdomen). Die Schale entspringt vom Kopfe. Der Kopf enthält die Ovarialanlage, trägt das Naupliusauge, die Stirnfäden und ein Paar Antennen,

welche aus dem vorderen ungespaltenen Gliedmaassenpaar des Nauplius hervorgegangen sind. Die 2 Spaltfusspaare des Nauplius (2. Antennenpaar und Mandibularfusspaar) sind verschwunden, atrophirt. Der Rumpf besteht aus 6 Segmenten, die sich während der letzten Naupliusstadien hinter dem die Naupliusgliedmaassen tragenden

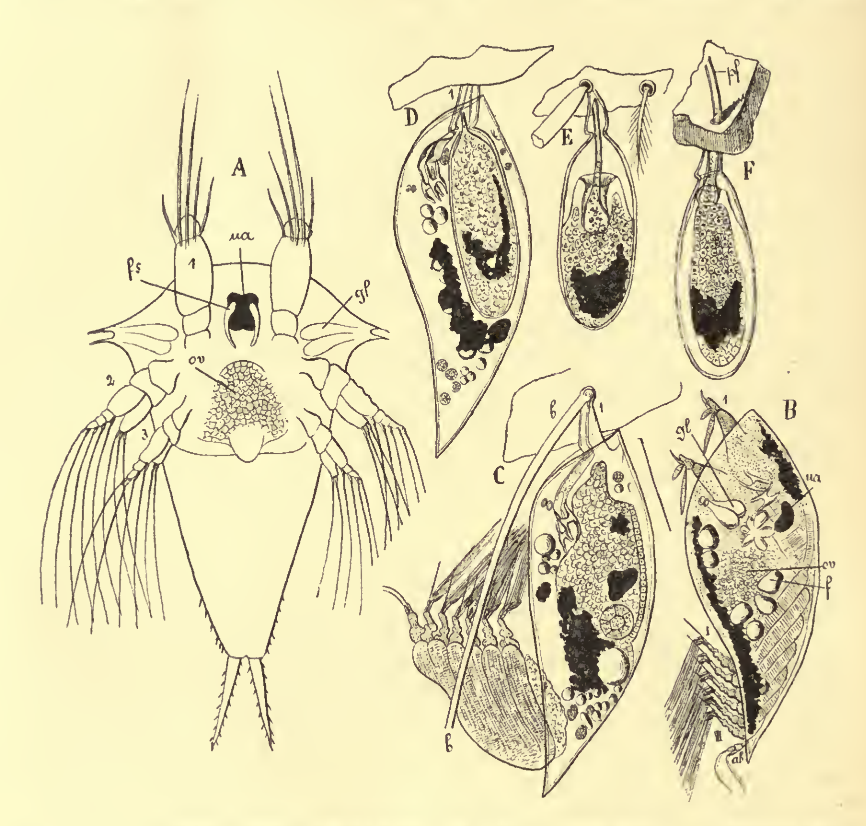


Fig. 260. **Verschiedene Larvenstadien von Sacculina Carcini.** ***A*** **Nauplius** nach der ersten Häutung. ***B*** **Cyprisstadium**, von der Seite. ***C*** Idem, 3 Stunden nachdem sich die Larve vermittelst einer der Haftantennen an einer Borste des Wirthes festgeheftet hat. ***D*** Bildung der kentrogonen Larve. ***E*** Dieselbe gebildet, die Cyprislarvenschale abgeworfen. ***F*** Der Pfeil hat den Chitinpanzer des Wirthes durchbohrt. Der Inhalt des Sackes beginnt durch den Pfeil in die Leibeshöhle des Wirthes überzutreten. *fs* Frontales Sinnesorgan, *ua* Naupliusauge, *gl* Drüsen der Stirnhörner, *ov* Anlage des Ovariums, *f* Fettkugeln, *b* Borste des Wirthes, an der sich der Parasit vermittelst der Haftantenne befestigt, *pf* Pfeil des kentrogonen Stadiums, *ab* Abdomen. (Nach Delage.)

Kopftheil der Larve gebildet haben, und trägt 6 Paar Spaltfüsse, welche die Schwimmbewegung der Larve vermitteln. Das kurze Abdomen trägt ein Paar kurze, mit Borsten besetzte Anhänge. Mund, Darm und After fehlen. Die Larven ernähren sich immer noch auf Kosten des vom Ei überkommenen Nahrungsdotters, der allmählich resorbirt wird.

Das kentrogone Stadium. Nach einem freien Leben von mindestens 3 Tagen fixiren sich die Cyprislarven vermittelst einer der beiden Antennen an der Basis einer Borste am Rücken oder an den Füssen einer

ganz jungen Krabbe. Jetzt wirft die Cyprislarve den ganzen Rumpf ab, so dass nur der Kopf erhalten bleibt (Fig. 260 C, D). Die im Kopfe enthaltenen Organe werden undeutlich, verschmelzen gewissermaassen zu einer kugligen Masse, die unter der alten Cuticula sich mit einer neuen umgiebt. Die Schale wird ebenfalls abgeworfen. Am sackförmigen Körper bildet sich unter der alten nochmals eine neue Cuticula und an einer Stelle ein hohler, pfeilförmiger Fortsatz, der an den Grund einer kraterförmigen Vertiefung des Sackes zu liegen kommt (Fig. 260 E). Sodann stülpt sich die kraterförmige Vertiefung aus; dabei wird der hohle Pfeil in die Antenne vorgestossen, durchbohrt dieselbe und ebenso die weiche Chitinhaut an der Basis der Borste des Wirthes und dringt so in die Leibeshöhle des letzteren ein (Fig. 260 F). Durch den hohlen Pfeil wandert nun der ganze Inhalt des Schlauches in die Leibeshöhle des Wirthes über und wird, nachdem er sich mit einer neuen Cuticula umgeben hat, zur

Sacculina interna, an welcher sich aus der durch den Pfeil übergetretenen Zellmasse alle Organe der erwachsenen Sacculina bilden. Es bilden sich unter anderem auch die Hoden, also im Vergleich zu den Ovarien sehr spät. Die Sacculina interna liegt am abdominalen Darm des Wirthes und ernährt sich durch zahlreiche Wurzelausläufer, die von ihrer Oberfläche ausgehen und die Eingeweide des Wirthes durchsetzen. Mit fortschreitendem Wachsthum der Sacculina übt dieselbe einen Druck auf die Musculatur und das Integument des Wirthes aus, welches in der unmittelbaren Umgebung des Parasiten auf der Unterseite des Abdomens durch Nekrose atrophirt und den sackförmigen Körper der Sacculina nach aussen austreten lässt, während die vom Stiel ausgehenden Wurzeln im Innern des Wirthes zurückbleiben.

Sacculina externa. Die bisher geschlossene Kloake öffnet sich, und an ihrem Rande werden regelmässig Zwergmännchen angetroffen, welche sich als auf dem Stadium der Cyprislarve zurückgebliebene Thiere erweisen, die sich aber von den weiblichen Cyprislarven dadurch unterscheiden, dass sich an ihnen kein Pfeil entwickelt.

Was nun die festsitzenden Cirripedien (Lepadiden und Balaniden) anbetrifft, so durchlaufen sie, wie die Sacculina, in ihrer Entwickelung ein Nauplius- und ein Cyprisstadium. Abgesehen davon, dass diese Nauplius- und Cyprislarven der festsitzenden Cirripedien einen Darmkanal besitzen, unterscheiden sie sich auch in einigen anderen Punkten von den entsprechenden Larven der Sacculina. Für die Naupliuslarve der Cirripedien ist charakteristisch: ein Rückenschild mit Stirnhörnern und hinteren Stachelfortsätzen. Eine grosse Oberlippe. Die Cyprislarve (Fig. 261) der Cirripedien charakterisirt sich durch folgende, unter vielfachen Häutungen der Naupliuslarven auftretende Eigenthümlichkeiten: Eine 2-klappige Schale mit Schalenmuskeln. Die vorderen Antennen sind zu Haftantennen geworden. Die hinteren Antennen und Mandibularfüsse der Naupliuslarve sind verschwunden, ebenso die Oberlippe. Neben dem unpaaren Auge ist ein paariges, zusammengesetztes Auge aufgetreten. Hinter den Mandibularfüssen der Naupliuslarve haben sich einfache vordere und vielleicht auch hintere Maxillen angelegt. Der Rumpf besteht aus 6 Segmenten mit 6 gabelspaltigen, zur Schwimmbewegung dienenden Fusspaaren. Abdomen mit 2 Furcalgliedern. In das mit einer Saugscheibe versehene 2. Glied der Haftantennen mündet eine Cementdrüse.

Die Cyprislarve setzt sich mittels ihrer Haftantennen fest. Es folgt ein Puppenstadium (Fig. 262), während dessen unter der Larvenhaut sich die Organe des erwachsenen Cirripeds bilden. Im Innern der Maxillen und

6 Rumpffusspaare der Cyprislarve legen sich die Mundtheile und 6 Rankenfusspaare des erwachsenen Cirripeds an. Bei den Lepadiden wächst der Kopf nach vorn zu dem am Vorderende die winzig kleinen Haftantennen tragenden Stiel aus, und unter der Cyprisschale bilden sich auf der Mantelduplicatur die 5 Schalenstücke. Die Cyprisschale wird abgeworfen, die paarigen Augen gehen verloren.

Die Entwickelungsgeschichte der festsitzenden und parasitischen Cirripedien ist in mancher Beziehung höchst interessant. Die cyprisähnliche Larve zeigt, abgesehen von den fehlenden hinteren Antennen und Mandibularfüssen, deutliche Entomostrakencharaktere. Ihre 6 Spaltfusspaare erinnern an die Schwimmfüsse der Copepoden. Die Umgestaltung der frei schwimmenden Cyprislarve in das festsitzende Geschlechtsthier beruht auf einer Anpassung der Organisation an die festsitzende Lebensweise: Ausbildung einer harten, zum Schutze dienenden Schale oder eines Gehäuses, Umwandlung der Schwimmfüsse der Cyprislarve in Rankenfüsse, die zum Herbeistrudeln der Nahrung geeignet sind, Verkümmerung der paarigen Augen, die bei einem festsitzenden Thier keinen grossen Nutzen darbieten. Als schon auf das Stadium der cyprisähnlichen Larve zurückverlegte Anpassung an die festsitzende Lebensweise ist die Rückbildung der hinteren Antennen und Mandibularfüsse aufzufassen, die bei der Naupliuslarve noch besonders als Locomotionsorgane eine wichtige Rolle spielen und schon bei der Cyprislarve unnütz werden, da hier die Rumpffüsse in den Dienst der Locomotion treten.

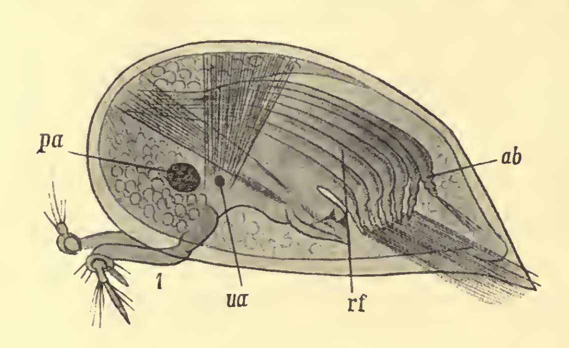


Fig. 261. **Cyprisähnliche Larve von Lepas fasciculata** (nach CLAUS).

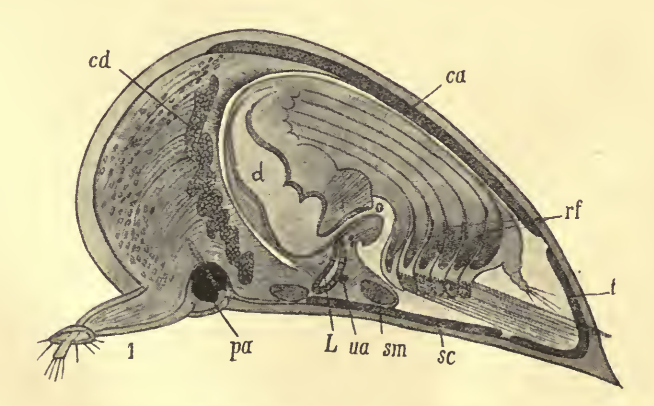


Fig. 262. **Puppe von Lepas pectinata**, im optischen Durchschnitt (nach CLAUS). Für Fig. 261 und 262 bedeutet: *pa* Paariges Auge, *ua* unpaares Naupliusauge, *rf* Rumpffüsse, bei Fig. 262 mit den Anlagen der Rankenfüsse im Innern, 1 vordere (Haft-)Antennen, *L* Leber, *sm* Schliessmuskel der Scuta, *ab* Abdomen, *ca* Carina, *t* Tergum, *sc* Scutum, *cd* Cementdrüse.

Ausserordentlich viel tiefgreifender sind die oben geschilderten Veränderungen, welche die Umwandlung der cyprisähnlichen Larve in die parasitische Sacculina begleiten. Sie charakterisiren sich als eine weitgehende Degradation, als eine stark rückschreitende Metamorphose. Um die Thatsache zu erklären, dass trotz der Degradation des erwachsenen Thieres bei der Entwickelung doch die typischen Nauplius- und Cyprislarven wiederkehren, darf man nicht ausschliesslich auf die Macht der Vererbung hinweisen, sondern man muss sich auch daran erinnern, dass für Parasiten frei bewegliche Jugendformen behufs Infection neuer Wirthe und zur Erhaltung der Art ausserordentlich nützlich sind. Trotzdem erkennen wir auch schon an den freischwimmenden Larven der Sacculina deutliche Zeichen einer Degeneration, so z. B. die Rückbildung des Darmes. Diese Rückbildung konnte ohne Schaden für die Erhaltung der Art deshalb eintreten, weil die erwachsene Sacculina in Folge ihrer überaus günstigen Ernährungsbedingungen den Eiern auf ihren Entwickelungsweg so viel Nahrungsdotter mitgeben kann, dass die aus ihnen hervorgehenden Larven auf selbständigen Nahrungserwerb verzichten können. Der Grund des Auftretens eines endoparasitischen Stadiums in der Entwickelung der Sacculina, welches dieser Entwickelung einen so bizarren Charakter verleiht, dürfte darin gesucht werden müssen, dass dadurch für den Parasiten die Gefahr vermieden wird, bei den Häutungen des Wirthes von demselben abgestossen zu werden.

Larvengeschichte der Euphausidae (Ordnung: Schizopoda) (Fig. 263).

1. Naupliusstadium. Typisch.

2. Metanaupliusstadium. Die Kaulade der Mandibeln entwickelt sich, während der Mandibularfuss selbst verkümmert. Oberlippe und Unterlippe. Hinter den Mandibeln treten die ersten Anlagen der beiden Maxillenpaare und des ersten Brustfusspaares (Kieferfusspaar) als Knospen auf. Kopfbrustschild deutlich entwickelt. Erstes Auftreten der paarigen Augen.

3. Calyptopisstadium (etwa dem Protozoëastadium von Penaeus entsprechend) (B, C). Brust und Abdomen abgegrenzt. Letzteres schon gestreckt. An der Brust und nachher am Abdomen tritt die Segmentirung auf. Ausser den Anlagen des letzten Pleopodpaares (Uropoda) treten keine neuen Extremitätenanlagen auf.

4. Furciliastadium. Die paarigen Augen werden gestielt. Die vordersten Brust- und Abdominalfusspaare legen sich successive von vorn nach hinten an.

5. Cyrtopiastadium. Antennen umgewandelt, dienen nicht mehr zur Bewegung. Die hinteren Brust- und Abdominalfusspaare und die Kiemen treten auf.

6. Postlarvale Stadien. Umwandlung in das erwachsene Thier. Definitive Ausbildung der Schwanzflosse.

Es ist wohl, angesichts des erwachsenen Zustandes, unnöthig, zu bemerken, dass alle Thoracalfüsse und Pleopoden als Spaltfüsse angelegt werden und diesen Charakter zeitlebens beibehalten. Den Namen der Entwickelungsstadien (Calyptopis, Furcilia, Cyrtopia) ist keine besondere Bedeutung beizumessen; sie rühren daher, dass die betreffenden Larven früher für besondere Krebsgenera gehalten worden sind.

Wir ersehen somit aus der Larvengeschichte der Euphausiden von neuem, dass der Körper mit seinen Gliedmaassen sich im Allgemeinen von

vorn nach hinten differenzirt. Im Speciellen aber constatiren wir wichtige Ausnahmen von dieser Regel. Vor allem tritt die Anlage des letzten Pleopodpaares vor den Anlagen der übrigen Pleopoden, ja der Brustfüsse auf. Diese Thatsache ist wichtig wegen der speciellen Gestaltung und wichtigen Rolle, welche dem letzten Pleopodpaar als Theil der Schwanzflosse bei den älteren Entwickelungsstadien und beim erwachsenen Thier zukommt. Wir constatiren ferner, dass, wenn auch die Brust sich früher segmentirt als das Abdomen, und wenn auch sowohl an der Brust als am Abdomen die Extremitäten sich in der Reihenfolge von vorn nach hinten differenziren, doch die Anlage der Extremitäten an der Brust und am Abdomen ungefähr gleichzeitig, bisweilen am Abdomen sogar früher erfolgt.

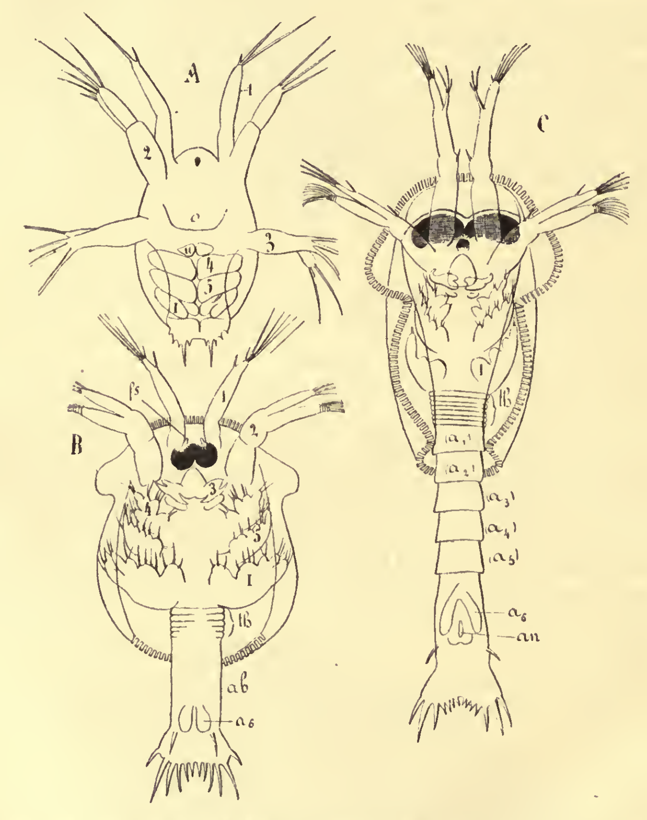


Fig. 263. **Larven von Euphausia.** *A* **Nauplius**, letzte Form vor der Häutung (nach METSCHNIKOFF). *B* **Protozoëa.** *C* **Idem, etwas älter** (nach CLAUS). *th* Thoracalsegmente, *ab* Abdomen, ($a_1 - a_6$) Abdominalsegmente, *an* Anus, *fs* frontales Sinnesorgan, 1—5 Gliedmaassen des Kopfes, a_6 6. Pleodpaar.

Larvengeschichte von Penaeus (Ordnung: Decapoden; Unterordnung: Macrura; Familie: Caridinae, Garneelen). (Fig. 264 u. 265.)

1. Naupliusstadium. Aus dem Ei schlüpft ein typischer, ungegliederter Nauplius (Fig. 264 A). Der Körper besitzt keinen Rückenschild und trägt hinten 2 Borsten.

2. Metanaupliusstadium. Es zeigt sich die Anlage des Rückenschildes. Das 3. Naupliusgliedmaassenpaar (Mandibulargliedmaasse) zeigt die Anlage der Kaulade. Hinter ihm treten die stummelförmigen Anlagen der 4 folgenden Gliedmaassenpaare (Maxillen und 2 vordere Kieferfusspaare) auf.

3. Erstes Protozoëastadium (Fig. 264 B). Kopfbrustschild gross geworden. Hinterer Körperabschnitt verlängert, ebenso lang wie der übrige Körper. Die 2 Maxillenpaare und die 2 vorderen Kieferfusspaare haben sich entwickelt und sind funktionsfähig; letztere sind Spaltfüsse mit Endo- und Exopoditen. Der hinter ihnen folgende Abschnitt ist in 6 Segmente ohne Extremitätenanlagen getheilt, welche die Anlagen der 6 hinteren Brustsegmente (*III—VIII*) darstellen. Darauf folgt der noch nicht segmentirte Hinterleib ohne Extremitätenanlagen. Der Mandibulartaster ist verkümmert. Der Hinterleib endigt mit 2 Furcalfortsätzen. Neben dem Naupliusauge tritt das paarige Auge auf.

4. Zweites Protozoëastadium (Fig. 265 A). Dem vorigen sehr ähnlich, doch zeigen sich am Abdomen die Anlagen der 5 vorderen Abdominalsegmente [(a_1)—(a_5)]. Hinter dem 2. Kieferfusspaar am ersten der 6 neugebildeten Thoracalsegmente tritt die Anlage des 3. Kieferfusspaares auf (*III*).

5. Erstes Zoëastadium. Die paarigen Augen heben sich als Stielaugen ab. Das 3. Kieferfusspaar ist ebenfalls zweiästig geworden. An den nachfolgenden 5 Thoracalsegmenten treten die Anlagen der 5 Paar „Gehfüsse“ auf (Fig. 265 B *IV—VIII*). Auch an den Segmenten des Abdomens zeigen sich Bildungen, die als Anlagen der Pleopoden gedeutet werden (a_1—a_6). Jedenfalls ist die Anlage des letzten Pleopodpaares, welches zusammen mit dem Telson die Schwanzflosse zu bilden bestimmt ist, jederseits unter der Haut als zweilappige Scheibe deutlich sichtbar.

6. Zweites Zoëastadium (Fig. 265 C). Das letzte Pleopodpaar ist frei nach aussen vorgetreten. An den beiden Maxillenpaaren haben sich kleine Fächerplatten (Exopoditen) ge-

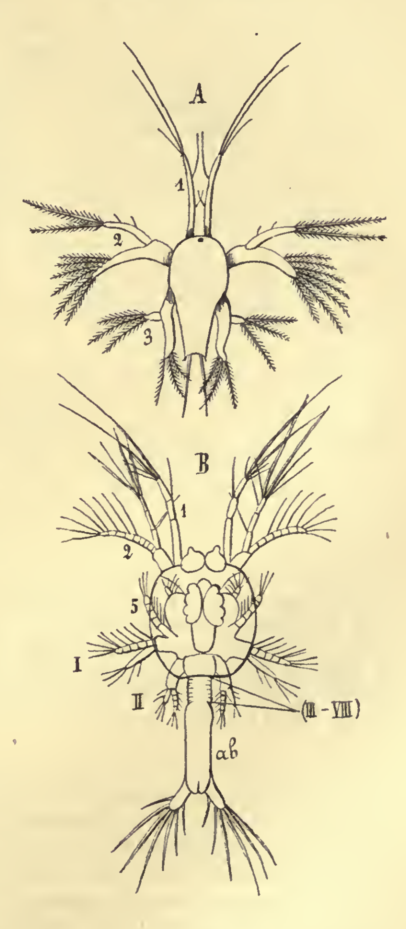


Fig. 264. **Junge Larven von Penaeus** (nach F. MÜLLER). ***A*** **Nauplius.** ***B*** **Protozoëa.** (*III—VIII*) Anlage des 3.—8. Rumpfsegmentes, *ab* Abdomen, 1—5 Gliedmaassen des Kopfes, *I*, *II* der Brust. In allen folgenden Figuren sind die Kopfgliedmaassen in ihrer Reihenfolge von vorn nach hinten mit arabischen, die Brustgliedmaassen mit römischen Ziffern, die Abdominalfüsse (Pleopoden) mit a_1—a_6, das Telson mit *t*, die Exopoditen mit *ex* und die Endopoditen mit *en* bezeichnet.

bildet. Die 5 hinteren Thoracalfusspaare (Gehfüsse) ragen als zweizipfelige Schläuche frei vor. Die als Pleopodanlagen gedeuteten Bildungen am Abdomen des 1. Zoëastadiums sind nicht mehr zu sehen. Der Cephalothoracalschild zeigt vorn einen medianen Stachel. Das Thier bewegt sich immer noch vorwiegend mit den beiden Antennenpaaren.

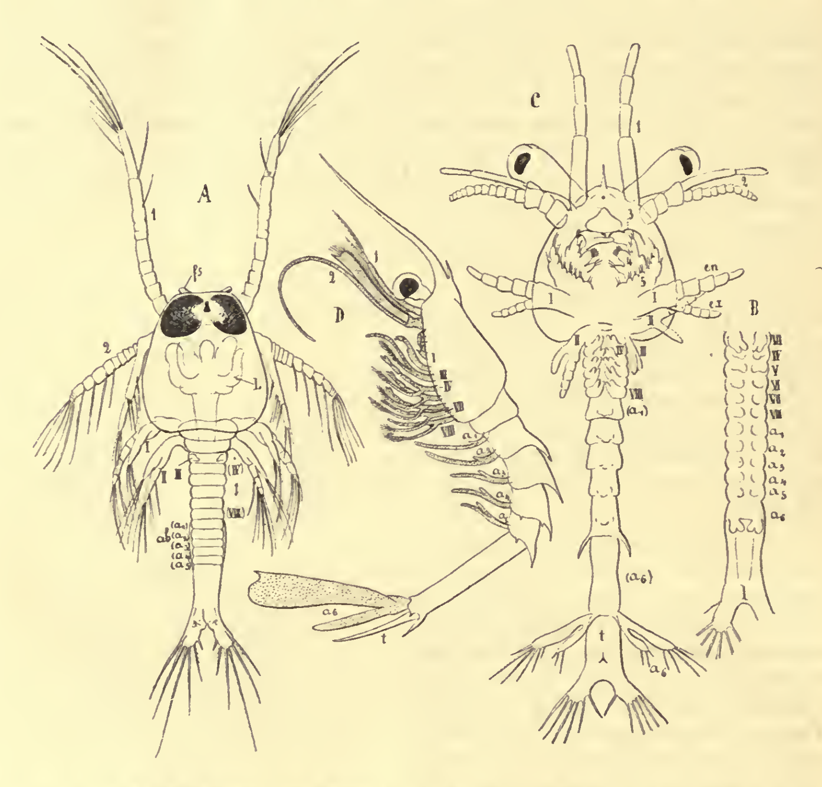


Fig. 265. **Aeltere Larven von Penaeus.** ***A*** **Aeltere Protozoëa,** vom Rücken. ***B*** **6 hintere Thoracalsegmente und Abdomen mit den Fussanlagen von einer etwas älteren Larve.** ***C*** **Weiter vorgeschrittene Zoëa.** ***D*** **Mysisstadium eines Penaeus,** von der Seite. *fs* Frontales Sinnesorgan, *L* Leber, *ab* Abdomen, (*IV—VIII*) Thoracalsegmente, (a_1—a_6) Abdominalsegmente, *t* Telson. In *C* ist links der 3. Thoracalfuss (3. Kieferfuss) vom zweiten bedeckt. (Nach CLAUS.)

7. Mysis- oder Schizopodenstadium (Fig. 265 D). So genannt, weil sämmtliche Thoracalfüsse wie bei den Schizopoden als lange Spaltfüsse (mit Exo- und Endopodit) entwickelt sind und wie dort auch zur Schwimmbewegung dienen. Die Kiemenanhänge der Thoracalfüsse treten auf. Es sprossen ferner während dieser Periode die Pleopoden, und zwar zuerst das vorderste Paar, dann das 2. und dann die übrigen ziemlich gleichzeitig. Die Fühler erleiden wichtige Umgestaltungen, die sie der erwachsenen Form nähern. Am Cephalothoracalschild treten ebenfalls Veränderungen auf. An der Antennenbasis bildet sich die Gehörblase. Die Mandibel bekommt einen Taster. Die Kiefer nähern sich der definitiven Form. Allmählich erreichen die Larven unter mehrfachen Häutungen

8. die Penaeusform, indem die Exopoditen der Brustfüsse mehr oder weniger stark verkümmern und die Pleopoden sich weiter ausbilden.

Es zeigt uns auch die Penaeusentwickelung, dass der Körper mit seinen Anhängen sich allmählich von vorn nach hinten differenzirt. Doch eilt auch hier das letzte Pleopodpaar den übrigen voraus.

Larvengeschichte der Stomatopoden (Fig. 266).

Leider kennt man von keiner Stomatopodenform die vollständige Reihe der Larvenformen von der aus dem Ei schlüpfenden Larve bis zum erwachsenen Thier. — Die Larven der Stomatopoden gehören zu zwei Typen, von denen der eine als Erichthus-, der andere als Alimatypus bezeichnet wird. Ich will nur den ersteren berücksichtigen.

A) Jüngste bekannte Erichthoidlarve (A). Am Körper kann man drei Regionen unterscheiden, eine vordere, mittlere und hintere. Die vordere entspricht dem Kopf, von ihr entspringt als Duplicatur des Integumentes ein grosser Rückenschild, der auch die zweite Region bedeckt. Der Kopf trägt ausser einem unpaaren Auge die beiden grossen Stielaugen, die beiden Antennenpaare, das Mandibelpaar und die beiden Maxillenpaare. — Die zweite Region besteht aus 5 Segmenten, welche den 5 vorderen Thoracalsegmenten entsprechen und trägt 5 gabelästige Schwimmfusspaare (*I*—*V*), von denen die 3 letzten von vorn nach hinten an Grösse abnehmen. Diese 5 Fusspaare entsprechen den 5 Mundfusspaaren der erwachsenen Stomatopoden. — Die dritte Region besteht aus 3 kurzen, den 3 hinteren Thoracalsegmenten entsprechenden, gliedmaassenlosen Segmenten (die auch noch vom Rückenschild bedeckt werden) und einer ebenfalls anhangslosen, sehr umfangreichen Schwanzplatte.

B) An einer etwas ältern 2. Larve hat sich vor der Schwanzplatte ein neues Segment (das vorderste Abdominalsegment) mit einem Gliedmaassenpaar gebildet. Das 2. Brustfusspaar zeigt Veränderungen, welche dessen Umwandlung zum grossen Raubfusse vorbereiten.

C) Bei einer dritten Larve (B) sind vor der Schwanzplatte 2 neue Segmente mit ihren Fussanlagen und bei noch älteren Larven alle Abdominalsegmente mit ihren Fusspaaren mit Ausnahme des 6. angelegt, während die 3 hinteren Brustsegmente noch immer gliedmaassenlos sind.

D) Bei einer vierten Erichthoidlarve haben die 2 vorderen Brustfusspaare ihre Exopoditen eingebüsst, dagegen treten an ihnen die Anlagen von Epipoditen (Kiemen) auf. Die drei nachfolgenden Brustfusspaare sind reducirt, die drei letzten Thoracalsegmente noch ohne Extremitäten. Am 6. Abdominalsegment tritt die Anlage der Gliedmaassen (Uropoden) auf.

E) Auf den folgenden Stadien verkümmern das 3., 4. und 5. Brustfusspaar vollständig oder es bleiben von ihnen nur kleine Säckchen zurück (C).

F) Es folgt jetzt, durch verschiedene Zwischenstadien vorbereitet, die vollkommen ausgebildete Erichthuslarve (D). Das 3., 4. und 5. Brustfusspaar tritt wieder auf, und zwar in der definitiven Gestalt, so dass jetzt die 5 vorderen Rumpffusspaare als Raub- oder Mundgliedmaassen entwickelt sind. An den drei letzten Thoracalsegmenten zeigen sich die Anlagen der zweiästigen Gehfüsse. Es ist jetzt nicht nur die volle Segmentzahl, sondern auch die volle Gliedmaassenzahl des erwachsenen Thieres erreicht.

Diese Larvengeschichte der Stomatopoden lehrt:

1. dass die Segmente des Körpers sich von vorn nach hinten differenziren;
2. dass auch die Gliedmaassen sich im Allgemeinen von vorn nach hinten differenziren; diess gilt, da bei der jüngsten Erichthoidlarve die 5 vorderen Thoracalfüsse schon entwickelt sind, vornehmlich für die Abdominalfüsse. Es tritt sogar von allen Pleopodpaaren das letzte (Uropodpaar) auch zuletzt auf, im Gegensatz zu den Decapoden, wo es allen andern und zum Theil auch den Rumpffüssen vorauseilt.
3. Von dieser sub 2 statuirten Regel machen die drei letzten, beim erwachsenen Thier nicht gerade kräftig entwickelten B r u s t f u s s p a a r e (Gehfüsse) eine b e m e r k e n s w e r t h e A u s n a h m e, indem sie erst nach den Pleopoden auftreten.
4. Auffallend ist, dass das 3., 4. und 5. Rumpffusspaar, welche Fusspaare anfänglich als zweiästige Ruderfüsse entwickelt waren, nachher vollständig verkümmern, um sich am ältesten Erichthusstadium wieder in ihrer definitiven Gestalt neu zu bilden.

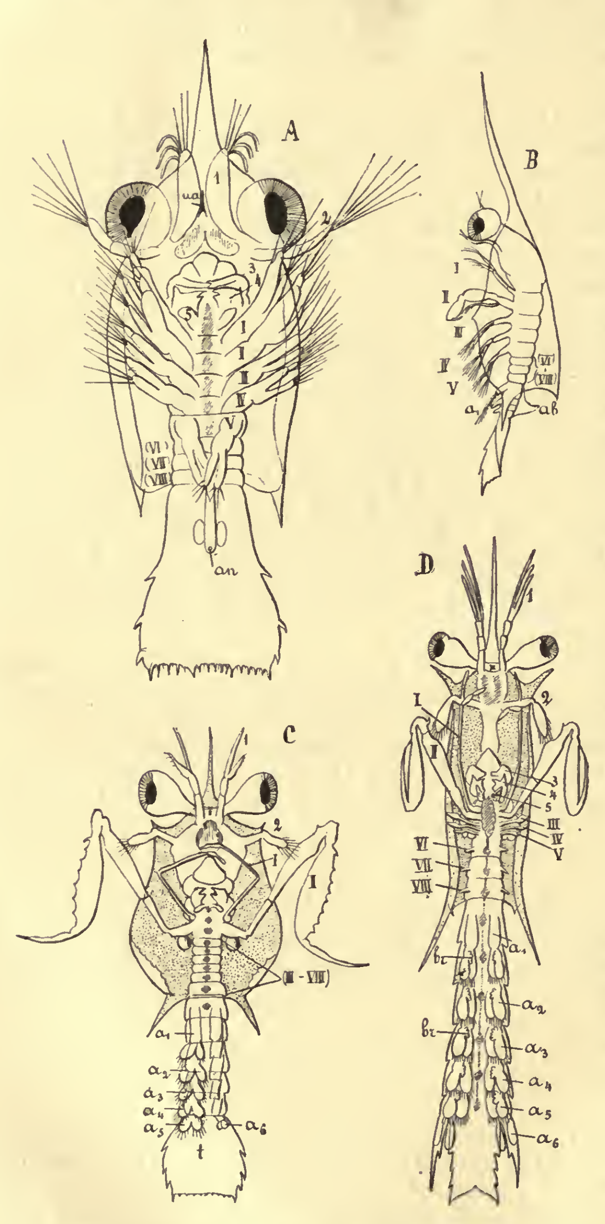


Fig. 266. **Stomatopodenlarven vom Erichthustypus.** *A* **Jüngste bekannte Erichthoidlarve.** *B* **Etwas ältere Larve**, von der Seite. *C* **Junge Erichthuslarve (Zoëa).** *D* **Aeltere Erichthuslarve** mit vollständiger Gliedmaassenzahl. *an* After, *ua* Naupliusauge, *br* Anlagen der Kiemen an den Pleopoden, *ab* Abdomen. Die in Klammern gesetzten römischen Zahlen bezeichnen die entsprechenden gliedmaassenlosen Thoracalsegmente. *I—V* Mundfüsse, *VI—VIII* Gehfüsse, *t* Telson. (Nach CLAUS).

Entwickelung von Palinurus und Scyllarus (Decapoda, Macrura, Fam.: Loricata).

Die frühe Larvenentwickelung ist in das Embryonalleben innerhalb der Eischale einbezogen, während dessen ein Naupliusstadium und später ein sehr wichtiges weiteres Stadium durchlaufen wird, das man als embryonales Phyllosomastadium bezeichnen könnte, mit folgender Diagnose: 2 Paar Antennen, Mandibel, 2 Paar Maxillen. Sämmtliche Brustfüsse (3 Paar Kieferfüsse und 5 Paar „Gangfüsse") angelegt, doch die beiden hintersten Gangfusspaare als sehr kleine Knospen. Die übrigen Thoracalfüsse zweiästig, doch werden die Exopoditen am 2. und 3. Kieferfusspaar noch während des Embryonallebens rückgebildet. Zwei gestielte Seitenaugen und das unpaare Naupliusauge. Am Körper sind 3 Regionen zu unterscheiden: 1) Kopf mit Rückenschild, 2) Brustregion, an der die Segmentirung angedeutet ist, 3) deutlich gegliederte, jedoch gliedmaassenlose Abdominalregion, welche mit einer Gabel endigt.

Noch vor dem Ausschlüpfen der Larve verkümmert das erste Kieferfusspaar, reduciren sich das 2. Maxillenpaar, das 2. Antennenpaar und die beiden hintersten Gangbeinpaare.

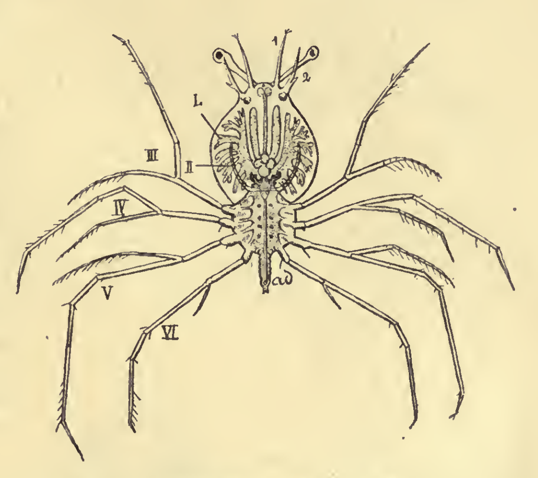


Fig. 267. Phyllosoma von Palinurus (nach CLAUS). *ad* Abdomen, *L* Leber.

Die aus dem Ei schlüpfende Larve lässt die 3 schon erwähnten Körperregionen unterscheiden, sie ist stark dorsoventral abgeplattet (blattartig), glashell durchsichtig und wird als jüngere Phyllosoma (Fig. 267) bezeichnet.

Die ältere Phyllosomalarve unterscheidet sich von der jüngeren durch folgende Charaktere. Das erste Kieferfusspaar hat sich neu gebildet, ebenso die beiden hinteren Gangfusspaare. Die beiden hinteren Kieferfüsse erhalten wieder Exopoditen, und an den Gangbeinen treten die Anlagen der Kiemen auf. Das Abdomen ist gestreckter und zeigt die Anlagen der Pleopoden. Die Larve besitzt also jetzt schon, abgesehen von ihrer bizarren Gestalt, typische Decapodencharaktere. Ihre Umwandlung zur Geschlechtsform ist nicht beobachtet.

Die Entwicklungsgeschichte der Loricaten lehrt:

1. dass während der in der letzten Zeit des Embryonallebens sich abspielenden Vorgänge der Körper mit seinen Extremitäten sich in typischer Weise von vorn nach hinten differenzirt;

2. dass vor dem Ausschlüpfen der Phyllosomalarve verschiedene Extremitäten oder Theile von Extremitäten rückgebildet werden, die an den älteren Phyllosomalarven wieder neu auftreten, so ganz besonders der erste Kieferfuss und die beiden letzten Gangfüsse. — Die Phyllosomalarve zeigt in besonders auffälliger Weise den Charakter einer pelagischen Larve.

Entwickelung der Brachyuren.

Aus dem Ei schlüpft eine sehr charakteristische **Zoëalarve** (Fig. 268). Ihr Rückenschild ist durch den Besitz langer Stachelfortsätze gekennzeichnet, unter denen ein frontaler, 2 seitliche und ein dorsaler constant sind. Alle Kopfgliedmaassen sind vorhanden. Von den Brustfüssen finden sich die beiden vorderen Kieferfusspaare, die übrigen Brustfüsse, wie der entsprechende Brustabschnitt des Körpers selbst fehlen oder sind höchstens in der ersten Anlage vorhanden. Das Abdomen ist gegliedert, endigt mit 2 Gabelästen, entbehrt jedoch der Anhänge.

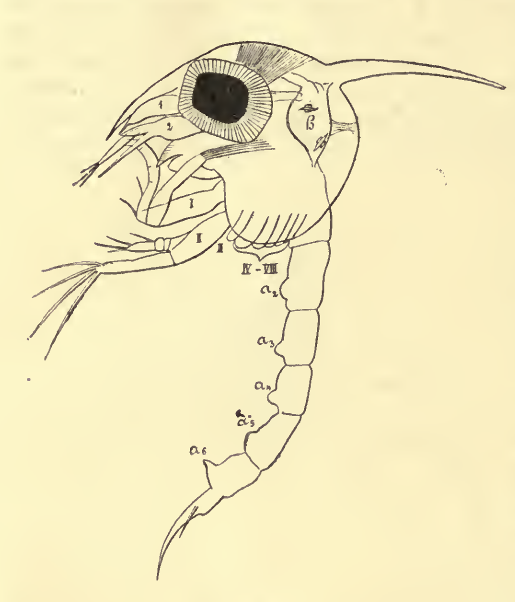


Fig. 268. **Zoëa von Maja**, nach der Häutung (nach CLAUS). *h* Herz.

An den späteren Zoëastadien tritt das 3. Kieferfusspaar auf, entstehen die 5 Gangfusspaare als einästige Beine (ohne Exopoditen) und bilden sich die Anlagen der Pleopoden. Die Zoëa schwimmt vornehmlich mittels der gabelästigen 2 vorderen Kieferfusspaare und wohl auch mittels des im Vergleich zum erwachsenen Thiere wohl entwickelten gestreckten Abdomens.

Die ältere Zoëa verwandelt sich in eine Megalopalarve (Fig. 269).

Diese ähnelt schon, mit Ausnahme des stärker entwickelten Abdomens und der Pleopoden, der Geschlechtsform. Die Kieferfüsse und Gehfüsse zeigen sich wie im erwachsenen Zustande, und es ist besonders hervorzuheben, dass die Gehfüsse nie zweiästig sind, dass also die Brachyuren kein Schizopodenstadium durchlaufen.

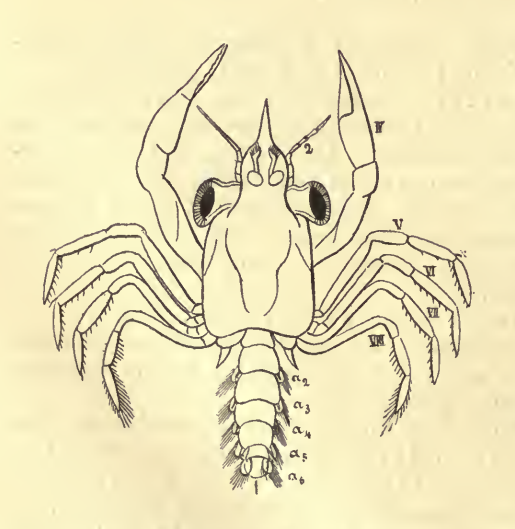


Fig. 269. **Megalopalarve eines Portunus mit gestrecktem Abdomen,** Dorsalansicht (nach CLAUS).

Unter zahlreichen Häutungen geht die Megalopa allmählich in die Geschlechtsform über.

Ueber die Entwickelung der übrigen Malacostraken nur wenige Worte. In einer dem geschlechtsreifen Thiere ähnlichen Gestalt

verlassen das Ei die Leptostraken (Nebalia), die Amphipoden und einige Decapoden (z. B. der Flusskrebs). Bei anderen Malacostraken, nämlich den Isopoden, den Mysideen und Lophogastriden unter den Schizopoden und den Cumaceen kann die aus dem Ei schlüpfende Jugendform noch sehr wenig entwickelt sein und sogar einen madenförmigen Nauplius oder Metanauplius darstellen; doch fehlen freischwimmende Larvenformen, indem die Jungen ihre Metamorphosen im Brutraum der Mutter durchlaufen. Interessant ist die Entwickelung der parasitischen Isopoden, indem hier die frei beweglichen, auf die Suche des Wohnthieres ausgehenden Jugend- oder Larvenformen in Gestalt und Ausbildung des Körpers und der Gliedmaassen den typischen Isopodenhabitus viel deutlicher zur Schau tragen als die Geschlechtsthiere.

B) Die Anlage der Keimblätter und die Entwickelung der inneren Organe

möge hier an der Hand einiger weniger Beispiele besprochen werden.

I. Moina rectirostris (Ordnung: Phyllopoda, Unterordnung: Cladocera, Fig. 270).

Die Furchung des mesolecithalen Eies ist eine superficiale, etwas inäquale. Auf dem 32. Blastomerenstadium zeichnet sich ein am vegetativen Pole gelegenes Blastomer durch einen besonders grossen Kern aus. Dieses theilt sich und liefert als Urgenitalzelle die Anlagen der Keimdrüsen.

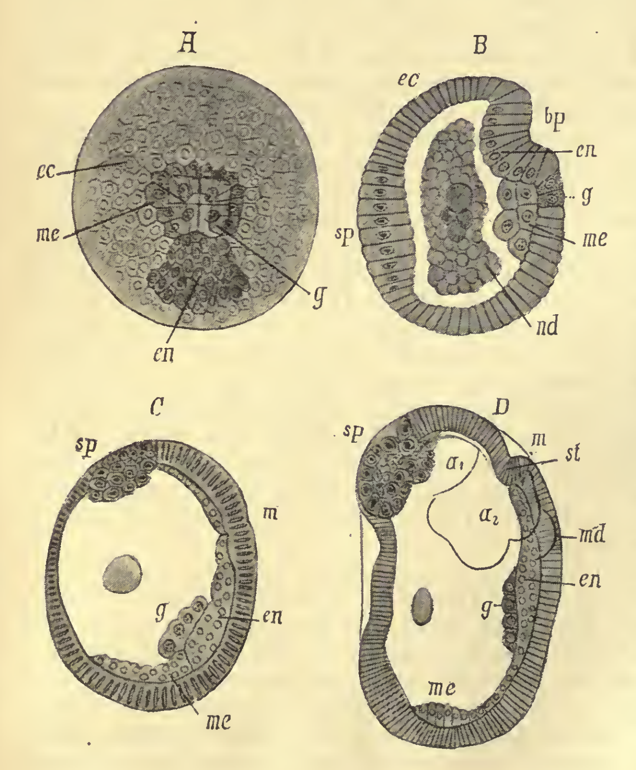


Fig. 270. **Moina rectirostris. Vier frühe Entwickelungsstadien.** *A* **Blastosphaera**, vom vegetativen Pole aus gesehen. *B* **Gastrulastadium**, im optischen Längsschnitt. *C* **Etwas älteres Stadium**, mit Scheitelplatte, geschlossenem Blastoporus und in die Tiefe gerückten Genitalzellen, im optischen Längsschnitt. *D* **Naupliusstadium**, im optischen Längsschnitt. In *C*, *D* ist die Scheitelplatte, in *D* sind ausserdem noch die Anlagen der Naupliusgliedmaassen von der Oberfläche eingetragen. *ec* Ectoderm, *me* Mesoderm, *g* Urgenitalzellen, *en* Entoderm, *sp* Scheitelplatte, *bp* Blastoporus, *nd* Nahrungsdotter, *m* Mund, *st* Stomodaeum, a_1 vordere, a_2 hintere Antenne, *md* Mandibelanlage. (Nach Grobben.)

Ein an diese anstossendes Blastomer liefert das Entoderm, und die Blastomeren, welche rings die Urgenitalzelle und die Urentodermzelle umgeben, liefern das Mesoderm (exclusive Geschlechtsorgane und Nervensystem). Auf einem späteren Stadium (Fig. 270 A) finden wir 4 Genitalzellen, 32 Entodermzellen und 12 Mesodermzellen, alle übrigen Blastomeren stellen das Ectoderm dar. Zuerst rücken die 12 Mesodermzellen in die Tiefe; dann stülpt sich die Entodermplatte ein (B). An der Stelle des sich wahrscheinlich schliessenden Gastrulamundes tritt später der definitive Mund auf. Auch die Genitalzellen, die sich zunächst auf 8 vermehren, rücken sodann in die Tiefe (C). In der Furchungshöhle bleibt Nahrungsdotter zurück. Am Scheitel treten zwei paarige Zellgruppen als Anlage der Scheitelplatte auf. Diese wird später mehrschichtig und liefert in ihrem vorderen Theil das Gehirn, im hinteren die Retina. Schlundcommissuren und Bauchmark entstehen in situ als Ectodermverdickungen. Das Mesoderm breitet sich an der Innenseite des Ectoderms, an der Oberfläche der Genitaldrüsenanlagen und um den anfänglich soliden Mitteldarm aus, der allein aus der Entodermeinstülpung hervorgeht. Die Schalendrüse ist mesodermalen Ursprungs und öffnet sich erst secundär an der Spitze der 2. Maxille. Das zusammengesetzte Auge wird paarig angelegt.

II. Cetochilus septentrionalis (Ordnung: Copepoda).

Die Furchung ist eine totale und liefert eine Blastula mit kleiner Furchungshöhle. Unter den Blastomeren lassen sich auf einem gewissen Stadium 2 symmetrisch gelagerte als Urmesodermzellen und einige ebenfalls symmetrisch gelagerte als Entodermzellen unterscheiden. Die sich theilenden Mesodermzellen rücken in die Tiefe. Noch auf späteren Stadien lässt sich am Hinterende des Mesoderms jederseits eine grosse Urzelle des Mesoderms erkennen. Auch das Entoderm stülpt sich in die Furchungshöhle ein. Der Gastrulamund schliesst sich in einer medianen Linie und zwar zuletzt hinten. Die sich theilenden Mesodermzellen füllen die Furchungshöhle aus. Stomodaeum und Proctodaeum entstehen durch ectodermale Einstülpungen. Auf einem späteren Naupliusstadium tritt jederseits hinter dem Naupliusauge eine mit dem Gehirn in Verbindung stehende Ectodermverdickung auf, welche sich von der Haut loslöst und später wieder zurückbildet. Sie ist als Anlage des bei den meisten Copepoden fehlenden paarigen, zusammengesetzten Seitenauges und seines Ganglion opticum aufzufassen. Ein Paar auf der Bauchseite des Darmes liegender Mesodermzellen stellt die Anlage der Geschlechtsdrüsen dar. Die beiden Zellen rücken zu beiden Seiten des Darmes in die Höhe und umgeben sich mit kleineren Mesodermzellen, welche die Anlage der anfangs soliden Ausführungsgänge liefern. Im ersten Cetochilusstadium verschmelzen die paarigen Genitalanlagen zur unpaaren dorsalen Geschlechtsdrüse. Das Herz entwickelt sich aus einer paarigen Anlage von Mesodermzellen.

III. Branchipus (Phyllopoden).

In der ausschlüpfenden Naupliuslarve sind unter der Cuticula schon die Segmente der ersten Maxillen und die beiden ersten Rumpfsegmente mit ihren Gliedmaassen angelegt. Darauf folgt ein langgestreckter Abschnitt, in welchem die Gliederung des Mesodermstreifens begonnen hat. Dieser reicht hinten nicht bis in das Aftersegment hinein. Beide Mesodermstreifen vereinigen sich hinten unmittelbar vor dem Aftersegment zu einer ventralen

Platte, welche eine Knospungszone darstellt. Ihre Zellen vermehren sich lebhaft, und nach vorn grenzen sich bei fortschreitender Entwickelung der Larve von der Knospungszone immer neue Mesodermsegmente ab, die unter dem Ectoderm bis zur dorsalen Mittellinie sich ausbreiten. Aber dieser gegliederte Keimstreifen stellt nur das parietale Blatt des Mesoderms dar, das viscerale gliedert sich nie und differenzirt sich gänzlich gesondert vom parietalen Blatt. (Im Aftersegment liegen jederseits 2 grosse Zellen, die sich aber nicht theilen und nicht etwa durch Abgliederung von Zellen die Knospungszone bereichern.)

Das Zellenmaterial der Mesodermsegmente, welche successive am Vorderende der Knospungszone gebildet werden, beginnt und zwar um so deutlicher, je weiter sich ein solches Segment von der Knospungszone entfernt, d. h. je älter es ist sich in drei Abtheilungen zu gruppiren. Die dorsale Abtheilung liefert die Anlage der Herzkammer des betreffenden Segmentes und den zu dem Segmente gehörenden Abschnitt der dorsalen Längsmuskeln; die laterale Abtheilung liefert die Musculatur der Gliedmaassen, die ventrale den Segmentabschnitt der ventralen Musculatur, sowie das Neurilemm der Ganglien. Die Gliedmaassen werden als Wucherungen und Hervorwölbungen des Ectoderms angelegt, in welche sich Zellwucherungen des Mesoderms hineindrängen. Das Bauchmark differenzirt sich von vorn nach hinten. In jedem Segment, in welchem sich ein Gliedmaassenpaar zu bilden beginnt, tritt jederseits neben der ventralen Medianlinie eine Ectodermverdickung auf. Die beiden Verdickungen eines Segmentes stellen die Anlagen des anfangs nicht durch Quercommissuren verbundenen Doppelganglions dar. Später löst sich die Anlage vom Ectoderm los. Wir finden also bei einer älteren Branchipuslarve das Bauchmark von hinten nach vorn in allen Stadien der Differenzirung. Hinten, wo sich mit den neuen Segmenten immer neue Ganglienpaare anlegen, sind diese noch blosse Ectodermverdickungen. An der Bildung des Herzens (vielkammeriges Rückengefäss) betheiligt sich jederseits nur eine Längsreihe von senkrecht gestellten Muskelzellen. Beide Reihen verwachsen miteinander dergestalt, dass sie einen Hohlschlauch bilden. Das Herz differenzirt sich von vorn nach hinten. Auf vielen Larvenstadien ist vorn schon eine geringere oder grössere Zahl von segmentalen Herzkammern ausgebildet, die schon pulsiren, während hinten neue Herzkammern in der Bildung begriffen sind.

Die Anlage des zusammengesetzten Auges tritt bei der Metanaupliuslarve jederseits als eine Hypodermisverdickung auf, die sich dann in zwei Lagen sondern soll, eine oberflächliche, welche die Cornea und Krystallkegelzellen, und eine tiefere, welche die Retinulae mit den Rhabdomen liefert. Eine andere, mit der erstern in Zusammenhang stehende, zum secundären Gehirn zu rechnende Ectodermverdickung liefert vorwiegend das Material für das Augen- und Retinaganglion.

IV. Astacus fluviatilis (Fig. 271—281).

Die Furchung ist eine superficiale und führt zur Bildung einer kugeligen Blastosphaera (Blastula), an welcher der centrale, in strahlenförmig angeordnete Dotterpyramiden zertheilte Nahrungsdotter rings und allseitig vom Blastoderm wie von einem Epithel umhüllt ist (Fig. 271).

Stadium A. An einer Stelle der Blastosphaera nimmt das Blastoderm eine andere Beschaffenheit an als an den übrigen Theilen. Die Zellen stehen an dieser Stelle dichter und sind höher. Die Stelle entspricht der späteren Bauchseite, ist symmetrisch und kann als Bauchplatte

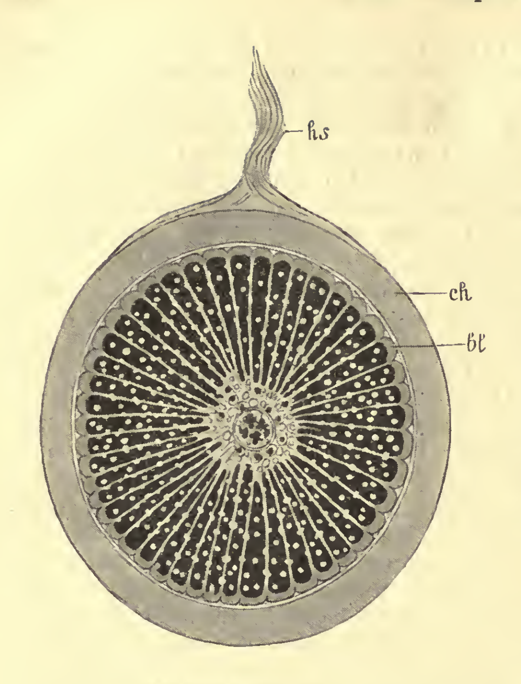


Fig. 271. **Astacus fluviatilis, Durchschnitt durch ein Ei nach vollendeter Blastodermbildung.** *ch* Chorion, *hs* Haftstiel, *bl* Blastodermzellen. Der Nahrungsdotter (Dotterpyramiden) ist hier und in den Figuren 276—281 schwarz gehalten. (Nach REICHENBACH.)

bezeichnet werden. Diese Bauchplatte besteht aus folgenden Theilen: aus den 2 Kopflappen, aus den 2 Thoraco-abdominalanlagen und zu hinterst aus der medianen unpaaren Entodermscheibe (Fig. 272). Die ganze Bauchplatte ist einschichtig mit Ausnahme einer Stelle, die zwischen der Entodermscheibe und den Thoracoabdominalanlagen liegt. An dieser Ursprungsstelle des Mesoderms (*BM*) sind grosse Zellen aus dem Blastoderm in die Tiefe gerückt. Mit Ausnahme der Entodermscheibe, welche sich später einstülpt, und der Ursprungsstelle des Mesoderms stellt der übrige Theil der Bauchplatte und das ganze übrige Blastoderm das Ectoderm dar. Letzteres liefert später Seiten und Rücken des Thoracalschildes und spielt auf den frühen Entwickelungsstadien die Rolle eines den Dotter enthaltenden Sackes.

Stadium B. Embryo mit halbkreisförmiger Gastralfurche. Nur die Bauchplatte verändert sich. Am vorderen Rand der Entodermscheibe tritt eine halbkreisförmige Furche oder nach innen vorspringende Falte auf.

Stadium C. Embryo mit ringförmiger Gastralfurche. Die Thoracoabdominalplatten vereinigen sich in der

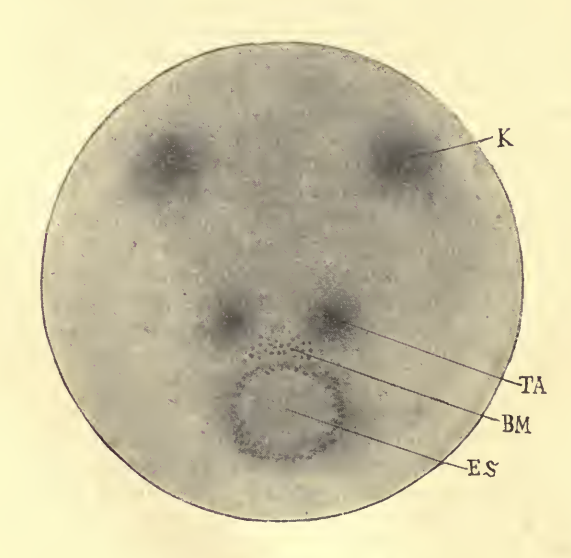


Fig. 272. **Astacus fluviatilis, Kugelabschnitt des Eies mit Embryonalanlage,** von der Fläche gesehen. Stadium A. *K* Kopflappen mit der Augenanlage, *TA* Thoracoabdominalanlage, *BM* Bildungszone des Mesoderms, *ES* Entodermscheibe. (Nach REICHENBACH.)

Mittellinie. Die halbkreisförmige Furche ist zu einer in der ganzen Peripherie der Entodermscheibe entwickelten Furche, also kreisförmig geworden. Die mittlere Partie der Entodermscheibe sinkt in die Tiefe, so dass jetzt die Entodermscheibe zu einem Säckchen mit etwas erhöhtem Boden geworden ist (Gastrulaeinstülpung). Dieses Säckchen stellt die Anlage des Mitteldarmes dar, die äusseren Ränder der ursprünglichen Ringfurche stellen den Rand des Blastoporus oder Gastrulamundes dar. Vor dem vorderen Rande des Blastoporus liegt die Ursprungsstelle des Mesoderms, in lebhafter Wucherung begriffen, Mesodermzellen in die Tiefe abgebend (Fig. 276).

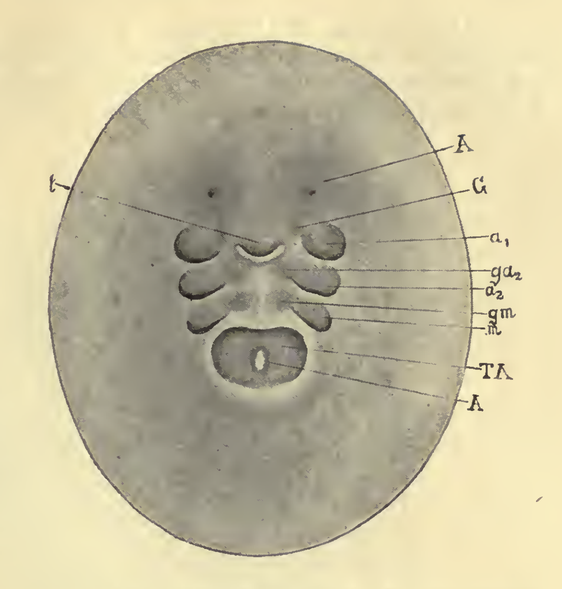


Fig. 273. **Astacus fluviatilis, Embryonalanlage im Naupliusstadium.** Stadium F. *A* Augenanlage, *l* Oberlippe, *G* Gehirnganglion, a_1 vordere Antennen, ga_2 Ganglion des Segmentes der 2. Antennen a_2, *gm* Ganglion des Segmentes der Mandibeln *m*, *TA* Thoracoabdominalanlage, *A* After. (Nach REICHENBACH.)

Stadium D. Mit im Schliessungsprocess begriffenem Urmund. Die Centren der beiden Kopflappen stellen die Augenanlagen dar. Zwischen den Kopflappen und der Thoracoabdominalanlage treten die ersten Spuren der Mandibelanlagen und der Antennenanlagen auf. Der Urmund schliesst sich von vorn nach hinten, indem seine seitlichen Ränder in der Medianlinie zusammenwachsen. Die Zellen des Urdarms fangen an Nahrungsdotter zu fressen.

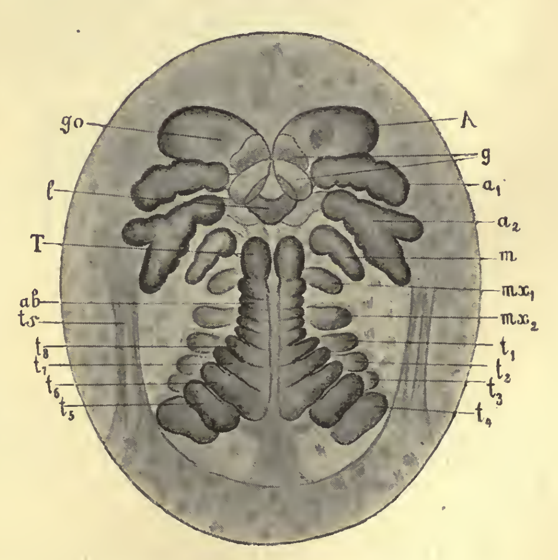


Fig. 274. **Astacus fluviatilis, Embryonalanlage mit angelegten Thoracalfüssen.** Stadium H. *A* Augen, *g* Gehirn + Ganglion der vorderen Antennen a_1, a_2 2. Antennen, *m* Mandibel, mx_1, mx_2 vordere und hintere Maxillen, t_1—t_8 Thoracalfüsse, wovon t_1—t_3 Kieferfüsse, *ts* Thoracalschildanlage, *ab* Abdomen, auf den vorderen Theil der Brust zurückgekrümmt, *T* Telson, *l* Oberlippe, *go* Ganglion opticum. (Nach REICHENBACH.)

Stadium E. Embryo mit angelegten Mandibeln. In der Mitte der Thoracoabdominalscheibe tritt die (ectodermale) Anlage des Afters und Enddarmes (Proctodaeum) in Form einer Aftergrube auf. Die Mesodermelemente breiten sich unterhalb des Ectoderms aus.

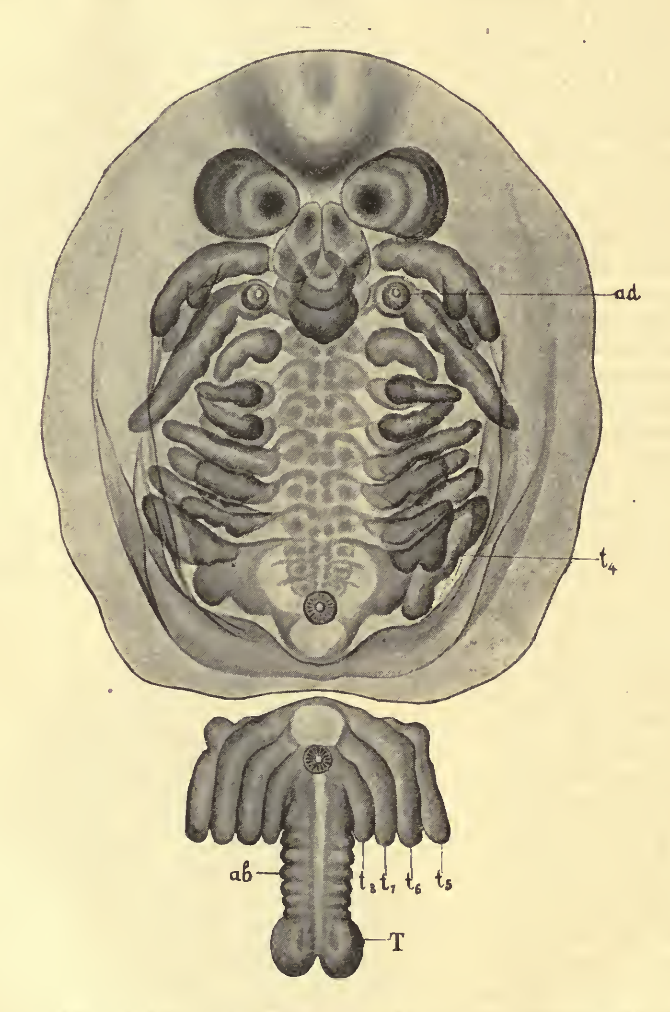


Fig. 275. **Astacus fluviatilis, Embryo mit sämmtlichen Gliedmaassen angelegt.** Das Thoracoabdomen mit den letzten 4 Thoracalfusspaaren abgeschnitten und zurückgelegt. *ad* Antennendrüse, t_4—t_8 4.—8. Thoracalfusspaar (Gangfüsse), t_4 Scheerenfuss, *ab* Abdomen, *T* Telson. (Nach Reichenbach.)

Stadium F. Embryo im Naupliusstadium (Fig. 273 und 277). Die 3 vordersten Extremitätenpaare (Naupliusextremitäten) sind deutlich zu erkennen. Paarig zwischen den vorderen Antennen treten die ersten Spuren des Gehirns auf, unmittelbar dahinter zeigt sich eine grubenförmige Vertiefung, die ectodermale Anlage von Mund und Vorderdarm (Stomodaeum). Im hinteren Antennen- und im Mandibularsegment treten eben-

falls Ganglienanlagen wie beim Gehirn als Ectodermverdickungen auf. Die Thoracoabdominalanlage, von einem tiefen Graben umgeben, springt nach vorn vor; der After hat sich an ihr nach vorn verschoben und gelangt um ihren nach vorne gerichteten Rand herum an die Innenseite, d. h. die spätere Ventralseite des Leibesendes. Ectoderm und Mesoderm bilden an der Thoracoabdominalanlage eine Knospungszone, von der sich von nun an immer neue Segmente mit ihren Extremitätenanlagen nach vorn (nur scheinbar nach hinten, da die Thoracoabdominalanlage nach vorn umgeknickt ist) hervordifferenziren. Auf unserem Stadium sind schon die Anlagen der Maxillensegmente und des ersten Kieferfusssegmentes vorhanden. Der Enddarm ist länger geworden und berührt mit seinem blinden Ende das Urdarmsäckchen (Mitteldarmsäckchen). Jederseits umsäumt ein Hautwall im Bogen das Thoracoabdomen: die Anlage des Kopfbrustschildes.

Stadium G. Embryo mit angelegten Kieferfüssen (Fig. 278). Das Thoracoabdomen streckt sich in der Längsrichtung, es zeigt an seinem nach vorn gerichteten Ende (Telson) eine tiefe Bucht. Unmittelbar an diese Bucht angrenzend liegt die Knospungszone, von der aus sich neue Segmente gebildet haben. Das vorletzte (6.) Abdominalsegment tritt auf, eilt also einer grossen Anzahl vor ihm liegender Segmente in der Entwickelung voraus. Es zeigt schon auf unserem Stadium die ersten Anlagen seines Extremitätenpaares.

Stadium H (Fig. 274 und 279). Embryo mit angelegten Gehfüssen. Alle Segmente des Krebskörpers sind gebildet, sie haben sich successive von der vor dem Telson gelegenen Knospungszone aus gebildet, so dass die vordersten, am meisten differenzirten, die ältesten, die hintersten, am wenigsten entwickelten, die jüngsten sind (mit Ausnahme des 6. Abdominalsegmentes). Die Knospungszone selbst hat sich mit der Bildung der Segmente erschöpft. Die Augenanlagen treten kugelig vor. Die Gehfussanlagen sind ausgebildet. Das Telson erscheint tief gegabelt. Das Abdomen ist schlank geworden, so nach vorn gegen den Thorax umgeknickt, dass das Telson fast die Oberlippe berührt. Der Enddarm hat sich in den Mitteldarm geöffnet, dessen Epithelzellen schon lange durch Aufnahme von Dotter angeschwollen und auf diesem Stadium säulenförmig sind. Der Dotter zwischen Mitteldarm und Ectoderm ist resorbirt und es legt sich die Wand des Mitteldarms fast an das cephalothoracale Ectoderm an. Von vorn nach hinten differenzirt sich das Bauchmark mit seinen Ganglien, hervorgehend aus paarigen Seitensträngen und einem durch Einstülpung entstandenen Mittelstrang. Erstere sind Ectodermverdickungen mit segmentalen Anschwellungen, die sich von vorn nach hinten fortschreitend vom Ectoderm lostrennen. (Vergl. auch Fig. 280.)

Stadium J. Embryo mit angelegten Abdominalfüssen. Das Kopfbrustschild hat sich stark entwickelt, seine Seitentheile ragen als Kiemendeckelanlage frei vor.

Es folgt dann noch ein Stadium K mit entwickeltem Augenpigment und der Anlage der Kiemen. Darauf schlüpft der junge Krebs, der dem erwachsenen Thier schon ziemlich ähnlich sieht, aus dem Ei. Die Verschmelzung der vorderen Thoracalganglien zum unteren Schlundganglion hat begonnen. Aus dem gabeligen Telson ist eine runde Platte geworden, und das Abdomen gleicht dem des erwachsenen Thieres. Aus dem Mitteldarmsacke geht, durch Faltungsprocesse, fast ausschliesslich die Leber hervor. (Vergl. die Figuren 275 und 281.)

Fig. 276—281. **Astacus fluviatilis. Mediane Längsschnitte durch Embryonen auf verschiedenen Entwickelungsstadien.** In Fig. 276, 277, 278 und 280 ist nur die ventrale Embryonalanlage, in Fig. 279 und 281 der ganze Embryo im Längsschnitt dargestellt. Fig. 281 ist umgekehrt wie die übrigen orientirt. (Alle Figuren nach REICHENBACH.)

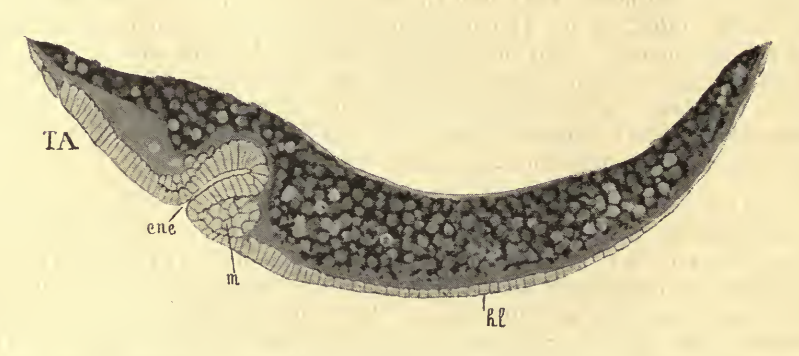


Fig. 276. **Stadium C.** *TA* Thoraco-abdominalanlage, *ene* Entodermeinstülpung (Gastrulaeinstülpung), *m* Mesoderm, *hl* Kopflappen.

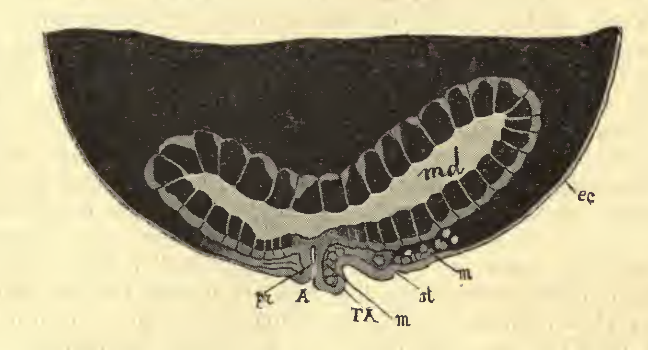


Fig. 277. **Naupliusstadium. Stadium F.** *md* Mitteldarm, die Entodermzellen haben Nahrungsdotter in sich aufgenommen, *pr* Proctodaeum (Enddarm), *A* After, *TA* Thoraco-abdominalanlage, *m* Mesoderm, *st* beginnende Einstülpung des Munddarmes, *ec* Ectoderm.

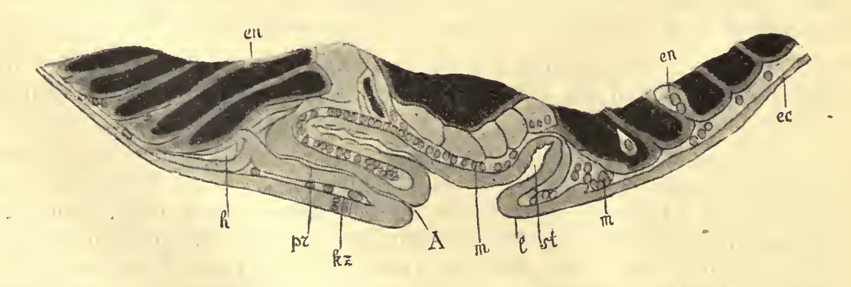


Fig. 278. **Stadium G.** *en* Die mit Dotter beladenen Entodermzellen, *h* Herzanlage, *pr* Proctodaeum, *kz* Keimzone, *A* After, *m* Mesoderm, *l* Oberlippe, *st* Stomodaeum, *ec* Ectoderm.

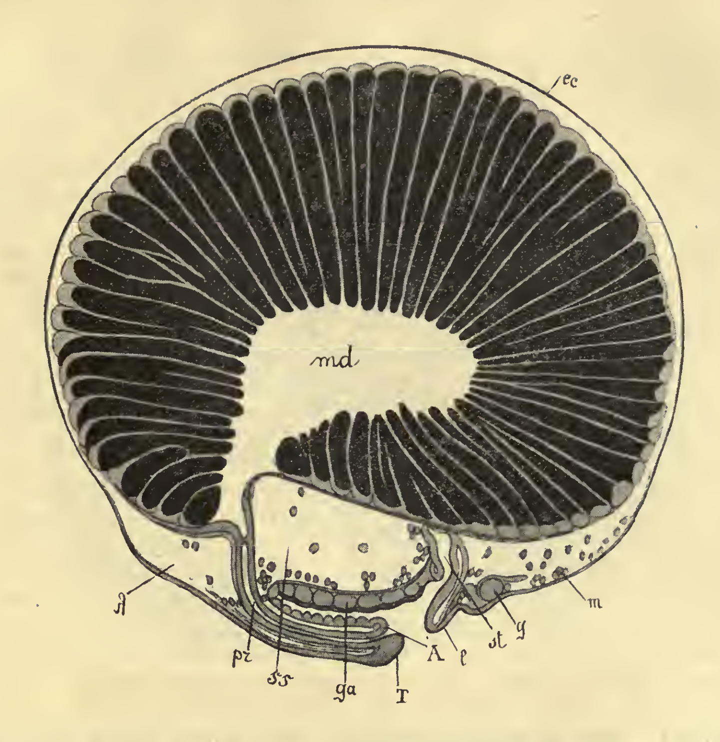


Fig. 279. **Stadium H.** Dieselbe Buchstabenbezeichnung, ausserdem: *ss* Sternalsinus, *ga* Ganglien des Bauchmarks, *T* Telson, *g* oberes Schlundganglion.

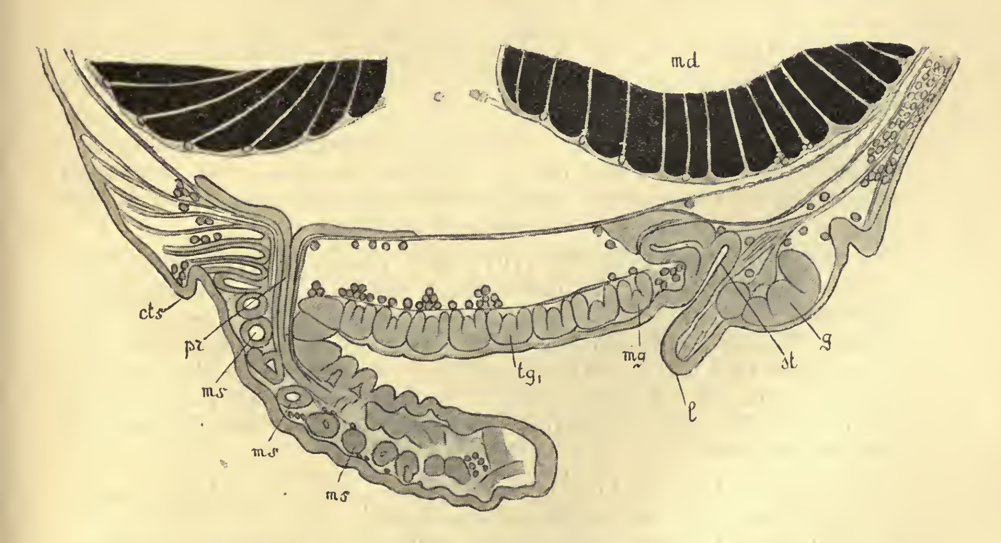


Fig. 280. **Stadium J.** Schnitt nicht genau median. Buchstabenbezeichnungen wie früher, ausserdem: *cts* Kopfbrustschild, *ms* Mesodermsegmente, tg_1 1. Thoracalganglion (des 1. Kieferfusses), *mg* Mandibelganglion.

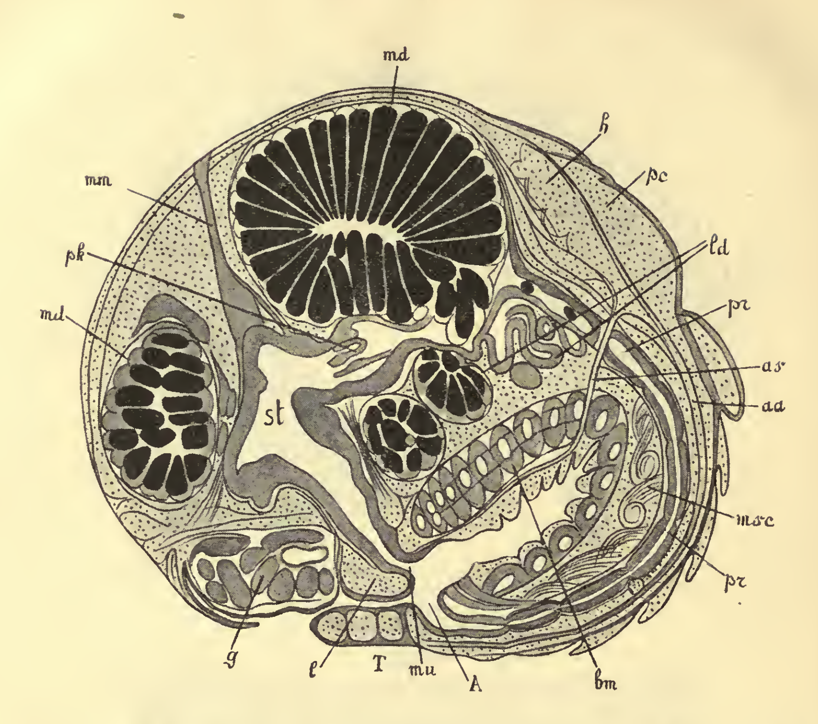


Fig. 281. **Reifer Embryo.** Figurenbezeichnungen wie früher. *mu* Mund, *bm* Bauchmark, *msc* Musculatur, *aa* Arteria abdominalis, *as* Arteria sternalis, *ld* Divertikel des Mitteldarms (Hepatopancreas), *h* Herz, *pc* Pericard, *md* Mitteldarmaussackungen, *mm* Kaumagenmuskeln, *pk* Pylorusklappe.

E n t w i c k e l u n g d e s A u g e s. Jedes Auge entsteht aus drei Elementen: 1. einer Hypodermislage, 2. einer ectodermalen Einstülpung und 3. einer Nervenmasse.

Die H y p o d e r m i s l a g e wird mehrschichtig; eine Anzahl ihrer Elemente tritt zu Gruppen von je 8 Zellen zusammen, von denen je 4 peripherische (SEMPER'sche Zellen) eine cuticulare Corneafacette abscheiden, während die 4 anderen den Krystallkegel erzeugen.

Die e c t o d e r m a l e E i n s t ü l p u n g (A u g e n f a l t e) stülpt sich im Naupliusstadium tief ein und schnürt sich im Stadium G als solider Zellhaufen ab. Dieser entwickelt sich zu einer nach aussen und oben offenen Falte, mit mehrschichtig werdender Aussen- und Innenwand. Die Aussenwand tritt mit der Krystallkegellage in Zusammenhang, ihre Elemente gruppiren sich zu Gruppen von 6—8 und werden zu den Retinulazellen. Die Innenwand liefert die nervöse Verbindung der Retinulaschicht mit dem Ganglion opticum.

Das G a n g l i o n o p t i c u m entsteht wie irgend ein anderes Ganglion des Centralnervensystems als Ectodermverdickung.

Zwischen Hypodermlage und Augenfalte wuchern Mesodermelemente ein, die sich zu einer gegitterten Masse vereinigen, welche sehr stark Pigment absondert.

XV. Ueber die morphologische Bedeutung der wichtigsten Larvenformen der Krebse und über die Phylogenie der Krebse.

Die Resultate der vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Forschung demonstriren die Einheit der Krebsklasse. Es ist wahrscheinlich, dass alle Krebse in letzter Linie von einer gemeinsamen Stammform abstammen. Wie war diese Stammform beschaffen? Darauf dürfte man, wenn man zunächst die Resultate der vergleichend-anatomischen und systematischen Forschung berücksichtigt, Folgendes antworten können.

Die Stammform der Krebse war ein gestrecktes, aus zahlreichen Segmenten bestehendes, ziemlich homonom gegliedertes Thier. Das Kopfsegment war mit den 4 folgenden Rumpfsegmenten zu einer Kopfregion verschmolzen und trug ein unpaares Stirnauge, 2 einästige vordere Antennen, ein zweiästiges zweites Antennenpaar und 3 Paar zweiästige Mundgliedmaassen, die wohl schon theilweise in den Dienst der Nahrungsaufnahme getreten waren. Von der hinteren Kopfregion ging eine Integumentduplicatur aus, welche als Rückenschild einen geringeren oder grösseren Theil des Rumpfes bedeckte. Die Rumpfsegmente waren je mit einem Paar Spaltfüssen ausgestattet. Auf der Stirne fanden sich 2 frontale Sinnesorgane. Das Nervensystem bestand aus Gehirn, Schlundcommissur und segmentirtem Bauchmark mit einem Doppelganglion für jedes Segment und jedes Gliedmaassenpaar. Das Herz war ein langgestrecktes contractiles Rückengefäss mit zahlreichen segmental angeordneten Ostienpaaren. Die Stammform war getrennt geschlechtlich, das Männchen mit einem Paar Hoden, das Weibchen mit einem Paar Eierstöcken, beide mit paarigen an der Basis eines Gliedmaassenpaares des Rumpfes ausmündenden Leitungswegen. Als Exkretionsorgane fungirten mindestens 2 Paar Drüsen, das vordere Paar (Antennendrüse) an der Basis des zweiten Antennenpaares, das hintere (Schalendrüse) an der Basis des 2. Maxillenpaares ausmündend. Der Mitteldarm trug möglicherweise segmental angeordnete Divertikel (Leberausstülpungen).

Die muthmaassliche Stammform zeigt eine nicht unbeträchtliche Uebereinstimmung mit Anneliden, die noch vermehrt würde, wenn der Nachweis gelänge, dass die Spaltfüsse der Krebse mit ihrem Exo- und Endopoditen den dorsalen und ventralen Parapodien [1]) und die Epipodialkiemen der Krebse den Rückenkiemen (der dorsalen Parapodien) der Anneliden entsprächen. Den Borstendrüsen der Anneliden würden die segmentalen Beindrüsen gewisser Krebse (Phyllopoden) entsprechen. Aeusserst wichtig wäre ferner der Nachweis der Homologie der Antennen- und Schalendrüse, der Ovidukte und Vasa deferentia mit Annulatennephridien.

Unter den heute lebenden Krebsen sind es zwei Entomostrakenordnungen, nämlich die Phyllopoden und speciell die Branchiopoden in erster Linie, und die Copepoden in zweiter Linie, deren Organisation am meisten an die der muthmaasslichen Stammform erinnert, die der ersteren durch die homonome und reiche Gliederung des Rumpfes, den Bau des Nervensystems und des Herzens, die der letzteren durch die Gestaltung der Gliedmaassen, speciell der Mundesgliedmaassen, die den ursprünglichen Charakter zweiästiger Extremitäten noch am deutlichsten zur Schau tragen. Von

1) Es muss hier daran erinnert werden, dass die Frage noch nicht in befriedigender Weise gelöst ist, ob bei den Polychaeten das uniseriale oder das biseriale Verhalten der Parapodien dem ursprünglicheren Zustand entspricht.

branchiopodenähnlichen Thieren dürften durch Verkürzung des Körpers und Reduktion der Segmentzahl die Cladoceren und vielleicht die Ostracoden abzuleiten sein. Mit den nächsten Vorfahren der Copepoden dürften die Vorfahren der Cirripedien näher verwandt gewesen sein.

Mit der hier vorgetragenen Ansicht scheinen die Resultate der vergleichend-ontogenetischen Forschung auf den ersten Blick nicht in Einklang zu stehen. Aus dem Ei der Entomostraken und mancher Malacostraken schlüpft die ungegliederte Naupliuslarve mit nur 3 Extremitätenpaaren, ohne Herz, ohne gegliedertes Bauchmark. Man hat deshalb früher allgemein die Stammform der Krebse für ein naupliusähnliches Thier erklärt und angenommen, dass sich aus dieser Stammform die heute lebenden Krebse phylogenetisch in ähnlicher Weise durch eine Reihe allmählicher Umänderungen entwickelt haben, wie sie heutzutage ontogenetisch noch durch eine Reihe von Metamorphosen aus dem Nauplius hervorgehen.

Diese Ansicht halten wir für unrichtig, und zwar aus allgemeinen, wie aus speciellen Gründen.

Allgemeine Gründe. 1) Wir kennen keine Thierform, welche im erwachsenen geschlechtsreifen Zustande einem Nauplius gliche. 2) Wir dürfen nicht ohne weiteres aus den frühen Larvenzuständen einer Thiergruppe auf frühe phylogenetische Formzustände schliessen.

Specielle Gründe. Bei der Annahme einer nauplius-ähnlichen Stammform bleibt das Problem der Entstehung der typischen Krebsorganisation, der Segmentation des Körpers, des gegliederten Bauchmarks, des segmentirten Rückenherzens ganz unerklärt. Es muss auch betont werden, dass die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane mit Ausnahme eines einzigen Falles in Körperregionen ausmünden, die beim Nauplius gar nicht entwickelt sind.

Der Nauplius, als für die Krebse charakteristische Larvenform, nicht aber als Stammform, wird in ungezwungener Weise durch die Annahme einer annelidenähnlichen Stammform der Krebse erklärt. Wie die Stammform der Krebse auf Anneliden zurückzuführen ist, so die Larvenform der Krebse auf die Larve der Anneliden. Charaktere der erwachsenen Thiere treten überall im Thierreich in der Entwickelungsgeschichte immer früher auf. So treten bei den Krebsen Krebscharaktere schon bei der der Trochophora der Anneliden entsprechenden Larve auf, es sind dies vor allem die 3 Beinpaare und der Rückenschild. Die neue Art der Bewegung vermittelst der Beinpaare macht die alte unnütz — die Wimperkränze der Trochophoralarve werden nicht mehr angelegt.

Nun werden bei allen Krebsen die 3 Naupliusbeinpaare zu den 3 vordersten Extremitätenpaaren der erwachsenen Thiere (2 Paar Antennen, Mandibeln). Dass aber am Nauplius gerade diese Beinpaare zuerst auftreten, lässt sich wieder ganz ungezwungen erklären. Wie bei den Anneliden, so differenzirt sich auch bei den Krebsen der Körper mit allen seinen Organen von vorn nach hinten. Am Hinterende des Körpers herrscht eine Wachsthums- oder Bildungszone, von der sich immer neue Segmente nach vorn abschnüren. Es liegt also auf der Hand, dass die vordersten Extremitäten zuerst auftreten müssen. Warum aber gerade nur die drei vordersten, nicht mehr und nicht weniger? Die naturgemässe Antwort lässt sich vielleicht auch finden. Bei einer jungen, frühzeitig aus dem Ei schlüpfenden Larve, und eine solche ist der Nauplius, können nur wenige der für ein selbständiges Leben und einen selbständigen Nahrungserwerb nothwendigsten Organe entwickelt sein. Als solche nothwendigste Organe können wir die 3 vordersten zur Schwimmbewegung dienenden Beinpaare

des Nauplius bezeichnen. Das 3. gehört vielleicht deshalb noch dazu, weil es als Mundesgliedmaasse, meist mit einem Kaufortsatz versehen, nicht nur mit zur Locomotion, sondern auch dazu dient, der Mundöffnung Nahrung zuzuführen. Wo das Ei mit reichlicherem Nahrungsdotter ausgestattet wird, kann die aus dem Ei schlüpfende Larve als Metanauplius schon mit den Anlagen weiterer Gliedmaassenpaare ausgestattet sein.

Als typische Krebslarve zeigt aber der Nauplius trotzdem gewiss viele ursprüngliche Krebscharaktere, als da sind: den Rückenschild, das unpaare Auge, die frontalen Sinnesorgane, die specielle Gestalt der hinteren Antennen und der Mandibeln, welche gleich den darauf folgenden Extremitäten als typische zweiästige Gliedmaassen entwickelt sind.

Der Nauplius ist also auf eine Trochophoralarve zu beziehen, in welche schon Krebscharaktere zurückverlegt sind, sie ist ungegliedert, enthält die Anlagen des vorderen Kopftheiles der erwachsenen Krebse mit dem Munde und die Anlage des hintersten Leibesendes mit dem After. Zwischen beiden liegt eine embryonale Bildungszone, von der aus bei der Weiterentwickelung der Larve sich der übrige Körper anlegt und wie bei den Anneliden von vorn nach hinten differenzirt. Der Nauplius ist eine typische Krebslarve; die Vorfahren der Krebse besassen noch keine typische Naupliuslarve, noch weniger stammen sie von einer naupliusähnlichen Stammform ab.

Was nun die Malacostraken anbetrifft, so weist die vergleichende Anatomie unzweideutig darauf hin, dass die Leptostraken nicht nur der gemeinsamen Stammform dieser ganzen Unterklasse am nächsten stehen, sondern auch noch viele, der gemeinsamen Stammform aller Krebse zukommende, ursprüngliche Charaktere beibehalten haben. Als echte Malacostraken erscheinen die Leptostraken zunächst wegen der Regionenbildung des Rumpfes, der aus einer 8-gliedrigen Brust und einem Abdomen besteht, das, wenn es auch hinten ein Segment mehr aufweist, als das typische Malacostrakenabdomen doch dieselbe Anzahl von Pleopoden trägt. Ferner zeigen die Mundgliedmaassen typische Malacostrakencharaktere und auch die Brustfüsse enthalten alle Elemente typischer Malacostraken-Brustfüsse. Der Darm erweist sich durch den Besitz eines Kaumagens und die specielle Gestaltung seiner Leberschläuche als ein Malacostrakendarm, und die Mündungen der Geschlechtsorgane haben die für die Malacostraken charakteristische Lage. Anderseits erweisen sich die Leptostraken durch den Besitz der grossen zweiklappigen Schalenduplicatur, durch die gleichartige Ausbildung der 8 freien Brustsegmente und ihrer Anhänge, durch die reiche Gliederung des Nervensystems und das langgestreckte, mit vielen Ostienpaaren versehene Herz als sehr ursprüngliche Malacostraken, deren Vorfahren wohl mit den Phyllopoden stammverwandt waren.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der übrigen Malacostrakenordnungen sind nach dem heutigen Stand der Crustaceenforschung folgendermaassen aufzufassen. Die Stomatopoden bilden eine ganz isolirt dastehende Ordnung, die, wenn auch einseitig entwickelt (Kiemen an den Pleopoden, Geschlechtsorgane im Abdomen, zahlreiche Leberanhänge, specielle Gestaltung der Brust und ihrer Extremitäten), doch in manchen Organisationsverhältnissen ursprüngliche Charaktere beibehalten haben, so vornehmlich das langgestreckte, mit vielen Ostienpaaren versehene Rückengefäss und die Schalenduplicatur, welche mehrere Brustsegmente frei lässt.

Von den übrigen Malacostraken haben die Schizopoden. speciell die Euphausiden, noch am meisten Charaktere beibehalten, welche der gemeinsamen Stammform der Malacostraken zukamen, so vornehmlich die specielle Gestaltung der gabelästigen Brustfüsse, die als Kiemen fungirenden Epipodialanhänge derselben, die Rückenschale u. s. w. Gemeinsamen Ursprungs mit den Schizopoden sind wohl die Arthrostraca, unter denen die Anisopoden sowohl wegen des Vorkommens einer kleinen Rückenschale als wegen des Vorkommens von kleinen Exopoditen am zweiten und dritten Rumpffusspaare (Apseudes) die ursprünglichste Stellung einnehmen.

Sonst sind die Arthrostraca charakterisirt durch Rückbildung der Schalenduplicatur, Umbildung der Stielaugen zu sitzenden Augen, Ausfall des Exopoditen an den Brustfüssen. Die Verschiedenheit der Lage des Herzens bei den Amphipoden und Isopoden ist so zu erklären, dass im Zusammenhang mit der Localisation der Athmung sich bei den Amphipoden von einem ursprünglich langgestreckten Rückengefäss nur ein thoracaler Theil, bei den Isopoden nur ein abdominaler Theil erhalten hat. Die Cumaceen stehen den Schizopoden am nächsten, weisen aber einige Isopodencharaktere auf. Die Decapoden, und dies ist ziemlich sicher, stammen von schizopodenähnlichen Vorfahren ab. Unter ihnen erscheinen die Macruren, speciell die Garneelen, als die ursprünglichsten Formen, während die Brachyuren und Anomuren als einseitige, aber sehr hoch entwickelte Zweige der Decapodenordnung dastehen.

Es tritt nun wieder die Frage an uns heran: welche phylogenetische Bedeutung haben die verschiedenen Larvenformen der Malacostraken? In ähnlicher Weise, wie man die für die ganze Krebsklasse charakteristische Naupliuslarve für ein die gemeinsame Vorfahrenform recapitulirendes Entwickelungsstadium hielt, wollte man eine weiter entwickelte Malacostrakenlarve, die sogenannte Zoëa, als eine für die Malacostraken charakteristische Larve betrachten und für diese Unterklasse eine ihr entsprechende Stammform annehmen.

Diese Zoëalarve wurde folgendermaassen charakterisirt: ein grosser Cephalothoracalschild, 2 zusammengesetzte Stielaugen, ein unpaares Naupliusauge. Kopf mit den 5 Paar Kopfgliedmaassen entwickelt, vom Thorax nur der vorderste Theil mit den 2 oder 3 vorderen Thoracalfusspaaren angelegt, der übrige Thorax mit seinen Anhängen fehlend oder rudimentär und gliedmaassenlos. Abdomen vollzählig gegliedert, jedoch ohne Anhänge, Schwanz gablig gespalten.

Diejenigen Forscher, welche in der so gestalteten Zoëalarve eine Larvenform erblicken wollten, welche ungefähr der Stammform der Malacostraken entspreche, mussten annehmen, dass bei den heute lebenden Malacostraken die 5 oder 6 letzten Brustsegmente neu gebildet seien, da sie der Stammform fehlten. Als dann der Bau und die systematische Stellung der Leptostraken besser gewürdigt werden konnte und die Larvengeschichten der Euphausiden und Garneelen besser und vollständiger bekannt wurde, war man genöthigt, zu folgender Erklärung Zuflucht zu nehmen. Die frühesten Vorfahren der Malacostraken besassen zwar die volle Segmentzahl des Rumpfes und die volle Zahl der Thoracalfüsse, eine spätere Form aber büsste die 5 oder 6 letzten Rumpfsegmente mit ihren Anhängen ein, während sie aber bei der Larve sich forterhielten. Schliesslich traten diese Segmente und ihre Anhänge (bei den uns bekannten lebenden oder fossilen Malacostraken) wieder auf. Für diese sehr gezwungene Ansicht wurde die Larvengeschichte gewisser Stomatopoden ins Feld geführt, wo bei den jungen Larven das 3., 4. und 5. Thoracalfusspaar vorhanden ist,

später aber verschwindet, um schliesslich wieder neu gebildet zu werden. Auch bei den Larven von Sergestes verkümmern die beiden letzten Brustfusspaare, um später wieder von neuem aufzutreten.

Gegen die im Vorstehenden mitgetheilten Ansichten lässt sich eine so grosse Reihe von Einwänden erheben, dass sie nothwendig fallen gelassen werden müssen.

Zunächst muss hervorgehoben werden, dass sich innerhalb der verschiedenartigen Formenreihen, die aus der Krebsklasse bekannt sind, und insbesondere in der zwar durchaus nicht lückenlosen Reihe, welche mit den Phyllopoden anfängt und mit den brachyuren Decapoden aufhört, und in welcher Branchipus, Nebalia, Euphausia, Penaeus die wichtigsten Etappen bilden, sich nirgends auch nur die geringste Andeutung davon zeigt, dass ganze Körperregionen mit ihren Extremitäten verschwinden und später wieder neu auftreten können, oder dass sich zwischen schon bestehende Segmente neue Segmente mit neuen Gliedmaassen einschieben.

Sodann müssen wir fragen, wie weit die oben charakterisirte Zoëalarve bei den Malacostraken verbreitet ist. In typischer Gestalt findet sie sich eigentlich nur bei den Brachyuren und, doch in etwas abweichender Gestalt, bei den Stomatopoden. Schon diese Thatsache mahnt zur Vorsicht, da die Brachyuren entschieden die allerjüngsten und am meisten specialisirten Decapoden sind und in ihrer Entwicklung sogar nicht einmal das Schizopodenstadium mit den charakteristischen spaltästigen Thoracalfüssen vorkommt. Die Larvengeschichte der Euphausiden, Stomatopoden und Garneelen, die frühen Entwicklungsvorgänge bei den Loricaten, die sich noch im Ei abspielen, und die sogenannte direkte Entwicklung so vieler anderen Malacostraken zeigen hingegen, dass sich der Malacostrakenkörperstamm in typischer Weise (wie bei den Entomostraken) allmählich von vorn nach hinten differenzirt. Die Larvengeschichte von Penaeus zeigt ferner, dass mit Ausnahme des 6. Pleopodpaares sich auch die Extremitäten von vorn nach hinten anlegen und differenziren. Bei den Euphausiden differenziren sich die Extremitäten der hintern Thoracalregion ungefähr gleichzeitig mit denen des Abdomens von vorn nach hinten.

Für die Auffassung der typischen Decapoden-, speciell der Brachyurenzoëa ist ferner der gelieferte Nachweis von grösster Wichtigkeit, dass in ihr, trotz der scheinbar fehlenden, das 4.—8. Brustsegment umfassenden Thoracalregion die thoracale, von der Sternalarterie durchsetzte Ganglienmasse schon angelegt ist.

Von nicht minder grosser Bedeutung ist ferner die Thatsache, dass die Stomatopodenlarven ein langgestrecktes, mit vielen Ostienpaaren versehenes Rückengefäss besitzen, während die Decapodenzoëa und die ihr ähnlichen übrigen Thoracostrakenlarven ein gedrungenes, meist mit einem oder zwei Ostienpaaren ausgestattetes thoracales Herz besitzen. Diese Thatsachen zeigen zur Genüge, wie verschieden die künstlich zu der Zoëagruppe vereinigten Thoracostrakenlarven in Wirklichkeit sind.

Für die morphologische Auffassung der Larvenformen der Krebse überhaupt dürften sich vielleicht mit der Zeit folgende Gesichtspunkte als maassgebend erweisen.

Die verschiedene Ausbildung und functionelle Bedeutung eines Körperabschnittes oder eines Gliedmaassenpaares beim erwachsenen Thier lässt sich auch an der verfrühten oder verspäteten Anlage der betreffenden Theile erkennen. Belege: das ausserordentlich frühzeitige Auftreten des letzten Pleopodpaares bei den Thoracostraken, jenes Pleopodpaares, welches beim erwachsenen Thier eine von den übrigen Pleopoden so abweichende Gestalt zeigt, mit dem Telson zusammen die Schwanzflosse bildet und eine so her-

vorragende locomotorische Bedeutung erlangt. Ein Gegenstück hierzu liefert das verspätete Auftreten der beim erwachsenen Thier verkümmerten Maxillen der Phyllopoden und wohl auch der Cirripedien.

Aber nicht nur die specielle Gestaltung des erwachsenen Thieres, sondern auch diejenige einer oder mehrerer Larvenstadien übt da einen mitwirkenden Einfluss auf die frühen Entwicklungsvorgänge, wo diese Larvenstadien nicht nur als ganz vorübergehende Entwicklungsstadien, sondern als selbständig sich ernährende, eine besondere Lebensweise führende, eine wichtige Rolle im Lebenshaushalte der Art spielende Wesen auftreten, gewissermaassen wie erwachsene Thiere, denen aber die Fähigkeit der Fortpflanzung abgeht. Solche Larven zeigen in ihrer Organisation durchaus selbständige Anpassungen an ihre speciellen Existenzbedingungen, und es wird nunmehr zunächst und vor allem Aufgabe der ihnen vorausgehenden Entwicklungsstadien, die Organisation dieser Larven, nicht die des erwachsenen Thieres vorzubereiten. Von solchen Gesichtspunkten aus wird sich vielleicht dereinst die Krabbenzoëa mit ihrer reducirten Brust und den fehlenden 4. bis 8. Gangfusspaaren erklären lassen, die beim erwachsenen Thier allein die Locomotion bewerkstelligen, bei der Zoëa vielleicht aber nutzlos, vielleicht sogar hinderlich sind. Die Larven führen ein pelagisches Leben und ihre Organisation ist diesem Leben ohne Zweifel mehr oder minder angepasst. Es wäre deshalb vor allem äusserst wünschenswerth, genau zu erforschen, welche physiologische Rolle alle Körpertheile und jeder einzelne bei jeder Krebslarve spielt. Wir sehen, dass bei den schwimmenden Thoracostraken das bei der Zoëa wohl entwickelte Abdomen gut ausgebildet ist und beim Schwimmen eine Hauptrolle spielt.

Eines der wichtigsten und interessantesten Probleme der Ontogenie ist das Verkümmern und nachherige Neuauftreten identischer Körpertheile, für das die Larvengeschichte der Malacostraken so zahlreiche Beispiele liefert. (Vergleiche besonders die Larvengeschichte der Stomatopoden und Loricaten.) Auch für die Lösung dieses Problems werden sich vielleicht die erwähnten Gesichtspunkte als maassgebend erweisen. Bei den Stomatopoden treten die 3 letzten Thoracalfusspaare, die sogenannten Gehfüsse, ähnlich den 5 Gehfusspaaren der Brachyuren, erst am Ende des Larvenlebens auf. Die fünf vordern Thoracalfusspaare aber entwickeln sich während der ersten Periode des Larvenlebens um in der zweiten theilweise zu verschwinden und schliesslich in definitiver Gestalt wieder neu aufzutreten. Aehnliche Erscheinungen zeigt die Entwicklungsgeschichte der Loricaten. Der erste, später zu nichte gemachte Anlauf zur Bildung der sämmtlichen oder der meisten typischen Malacostrakenextremitäten, den wir hier constatiren, ist ohne Zweifel der Macht der Vererbung zuzuschreiben. Das temporäre Verschwinden eines Theiles der Extremitäten ist höchst wahrscheinlich eine Anpassungserscheinung an die speciellen, von denen des erwachsenen Thieres so verschiedenen Existenzbedingungen der Larve. Wenn aber der erste frucht- und nutzlose Anlauf im Laufe der Zeiten allmählich schwächer würde und schliesslich gänzlich unterbliebe, so würden wir bei Loricaten und Stomatopoden ganz ähnliche Erscheinungen antreffen, wie bei der Brachyuren-Entwicklung, wo die Ausbildung der 5 letzten Brustsegmente und ihrer Extremitäten so ausserordentlich spät geschieht. In dieser Weise liesse sich vielleicht auch die Thatsache erklären, dass die Brachyurengangfüsse in der definitiven Gestalt und nicht als Spaltfüsse auftreten.

Uebersicht der wichtigsten Litteratur.

Als Einleitung in das Studium der Krebskunde sehr zu empfehlen:

T. H. Huxley. *Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. Leipzig* 1881.

Grundlegend oder allgemeineren Inhaltes:

J. E. V. Boas. *Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malacostraken, in: Morphol. Jahrbuch von Gegenbaur.* 8. *Bd.* 1883.

Justus Carrière. *Die Sehorgane der Thiere, vergleichend-anatomisch dargestellt. München und Leipzig* 1885.

C. Claus. *Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Ein Beitrag zur Descendenzlehre. Wien* 1876. *Grundlegend.*

Derselbe. Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen, in: Arb. aus dem Zool. Institute zu Wien. 6. *Bd.* 1886.

J. Dana. *Crustacea of U. S. exploring expedition under Capt. Charles Wilkes.* 2 *vol. und Atlas. Philadelphia* 1852.

H. Gerstaecker. *Arthropoden in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.* 5. *Bd. I. Abth.* 1. *Hälfte* 1866—1879. 2. *Hälfte noch nicht vollendet.*

A. Grenacher. *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen* 1879.

Carl Grobben. *Die Antennendrüse der Crustaceen. Arb. aus dem Zool. Institute zu Wien.* 3. *Bd.* 1880.

Milne Edwards. *Histoire naturelle des Crustacés. Paris* 1834—1840. 3 *Bände mit Atlas.*

Fritz Müller. *Für Darwin. Leipzig* 1864.

Die Anatomie einzelner Abtheilungen betreffend:

G. Bellonci. *Sistema nervoso e organi dei sensi dello Sphaeroma serratum, in: Memorie Accad. Lincei.* 10. *Bd.* 1881.

Carl Claus. *Neue Beobachtungen über Cypridinen. Zeitschrift f. wiss. Zoologie.* 23. *Bd.*

Derselbe. Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Copepoden, in: Archiv f. Naturgeschichte. 24. *Jahrg.* 1. *Bd.* 1858.

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Entomostraken (Copepoden, Estherien). Marburg 1860.

Derselbe. Die frei lebenden Copepoden. Leipzig 1863.

Derselbe. Die Metamorphose der Squilliden. Abhandl. d. Königl. Gesellsch. d. Wissenschaften. Göttingen 1871.

Derselbe. Zur Kenntniss des Baues und der Entwickelung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Abhandl. d. Königl. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen 1873.

Derselbe. Schriften zoologischen Inhalts. I. Die Familie der Halocypriden. Wien 1874.

Derselbe. Ueber die Entwickelung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden, in: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 25. *Bd.* 1875.

Derselbe. Zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren, in: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 27. *Bd.* 1876.

Derselbe. Der Organismus der Phronimiden, in: Arb. aus dem Zool. Institute zu Wien. 2. *Bd.* 1879.

Derselbe. Kreislauforgane der Stomatopoden, Schizopoden und Decapoden. Ibidem. 5. *Bd.* 1884.

Derselbe. Ueber Apseudes Latreillei Edw. und die Tanaiden. Ibidem. 5. *Bd.* 1884.

Derselbe. Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung von Branchipus und Artemia. Ibidem. 6. *Bd.* 1886.

Derselbe. Ueber Lernaeascus nematoxys und die Familie der Philichthyden. Ibidem. 7. *Bd.* 1887.

Derselbe. Ueber Apseudes Latreillei Edw. und die Tanaiden. II. Ibidem. 7. *Bd.* 1887.

Derselbe. Ueber den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Ibidem. 8. *Bd.* 1. *Heft.* 1888.

Ch. Darwin. *A monograph of the Cirripedia. Ray Society.* 2 *Bände.* 1851, 1853.

Yves Delage. *Contribution à l'étude de l'appareil circulatoire des Crustacés édriophthalmes marins. Arch. de Zoologie expérimentale.* 1°. 9. *Bd. Paris* 1881.

Anton Dohrn. *Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Arthropoden.* Leipzig 1870.

A. Giard *et* **J. Bonnier.** *Contributions à l'étude des Bopyriens. Travaux de l'Inst. zool. de Lille. Tome V.* 1887.

C. Grobben. *Die Geschlechtsorgane von Squilla mantis. Sitz.-Ber. Akad. Wissensch. Wien* 1876.

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Decapoden. Arb. aus dem Zool. Institute zu Wien. 1. *Bd.* 1878.

Ernst Haeckel. *Ueber die Gewebe des Flusskrebses, in: Müller's Archiv.* 1857.

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Corycaeiden, in: Jenaische Zeitschr. 1. *Bd.* 1864.

C. Heider. *Die Gattung Lernanthropus, in: Arb. aus dem Zool. Institute zu Wien.* 2. *Bd.* 1879.

V. Hensen. *Studien über das Gehörorgan der Decapoden, in: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 13. *Bd.* 1863.

P. P. C. Hoek. *Report on the Cirripedia collected by H. M. S. Challenger. Anatomical Part. Zool. Chall. Exp. Part* 28. 1884.

Lemoine. *Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'écrevisse. Annales des sciences naturelles. Série IV.* 15. *Bd.* 1861.

Fr. Leydig. *Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen* 1860.

P. Mayer. *Carcinologische Mittheilungen. Mitth. d. Zool. Station zu Neapel.* 1. *und* 2. *Bd.* 1878—1881.

Derselbe. Die Caprelliden des Golfes von Neapel, in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 6. *Bd. Leipzig* 1882.

Otmar Nebeski. *Beiträge zur Kenntniss der Amphipoden der Adria. Arb. aus dem Zool. Institute zu Wien.* 3. *Bd.* 1880.

A. S. Packard jr. *A monograph of north american Phyllopod Crustacea. Washington* 1883. (*Geolog. Survey of the Territories,* 12. *annual Report.*)

G. O. Sars. *Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Christiania* 1867.

Derselbe. Carcinologiske Bidrag til Norges Fauna. I. Mysider. Christiania 1870, 1872.

Derselbe. Report on the Schizopoda, in: Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Zoology. 13. *Bd.* 1885.

Derselbe. Report on the Phyllocarida (Leptostraca). Ibidem. 19. *Bd.* 1887.

Derselbe. Report on the Cumacea. Ibidem. 19. *Bd.* 1887.

R. Walz. *Ueber die Familie der Bopyriden. Arb. aus dem Zool. Institute zu Wien.* 4. *Bd.* 1882.

Max Weber. *Die Isopoden, gesammelt während der Fahrten des „Willem Barents" in das nördliche Eismeer, in: Bijdragen tot de Dierkunde. Amsterdam* 1884.

August Weismann. *Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina, in: Zeitschr. f. wissensch Zoologie.* 24. *Bd.* 1874.

Derselbe. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Sieben Abhandlungen. Leipzig 1876—79. *Separat-Abdruck aus Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 27.—33. *Bd.*

W. Zenker. *Monographie der Ostracoden, in: Archiv für Naturgeschichte.* 20. *Jahrg.* 1. *Bd.* 1854.

Ausserdem zahlreiche Werke und Abhandlungen von Blanc, Boas, Brooks, Berger, Burmeister, Brady, Bullar, Braun, Brocchi, Bellonci, Brandt, Beddard, Claus, Delage, Dietl, Friedrich, Gegenbaur, Grube, Giesbrecht, Gruber, Herbst, Kossmann, Kraepelin, Krieger, Klunzinger, Kröyer, Leydig, Lilljeborg, Leach, Lacaze-Duthiers, Fritz Müller, W. Müller, P. Mayer, A. Milne Edwards, Noll, v Nordmann, Plateau, Patten, Pelseneer, Rathke, Sye, Semper, M. Sars, G. O. Sars, Spangenberg, Stuhlmann, C. Vogt, v. Willemoes-Suhm, Vitzou, Yung, Zaddach u. s. w. u. s. w.

Schriften über Ontogenie (abgesehen von den schon im vorhergehenden Verzeichniss erwähnten):

N. Bobretzky. *Zur Embryologie des Oniscus murarius, in: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 24. *Bd.* 1874.

W. K. Brooks. *Lucifer, a study in morphology, in: Philos. Transactions of the Royal Society I. London* 1882.

C. Claus *Beiträge zur Kenntniss der Ostracoden. Entwickelungsgeschichte von Cypris. Marburg* 1868.

Derselbe. Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung von Branchipus und Artemia etc., in: Arb. aus dem Zool. Institute zu Wien. 6. *Bd.* 1886.

Yves Delage. *Evolution de la Sacculine, Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. Arch. de Zoologie expérimentale de H. de Lacaze-Duthiers.* 2°. 2. *Bd. Paris* 1884.
C. **Grobben.** *Die Entwickelungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. aus dem Zool. Institute zu Wien.* 2. *Bd.* 1879.
Derselbe. Die Entwickelungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Ibidem. 3. *Bd.* 1881.
Heinr. Reichenbach. *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Flusskrebses, in: Abh. d. Senkenb. Nat. Gesellsch. zu Frankfurt.* 14. *Bd.* 1886.
Ausserdem Abhandlungen von E. van Beneden, Bobretzky, W. K. Brooks, Claus, Dohrn, Grube, Hoek, Joly, Lereboullet, Krohn, Kossmann, P. Mayer, Fritz Müller, Pagenstecher, Richters, Uljanin, Spence Bate, Thompson, Metschnikoff u. s. w.

I. Anhang zur Klasse der Krebse.

Die Trilobiten, Gigantostraken, Hemiaspiden und Xiphosuren.

I. Die Trilobiten

sind gänzlich ausgestorbene, auf das palaeozoische Zeitalter beschränkte Gliederthiere.

Körperstamm (Fig. 282). Das Integument der Oberseite ist hart; die Unterseite weichhäutig. Der Körperstamm zerfällt in drei

Fig. 282.

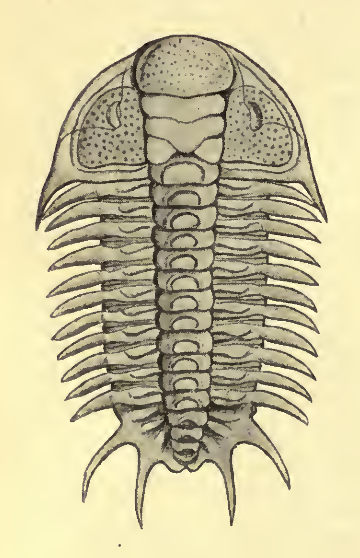


Fig. 283.

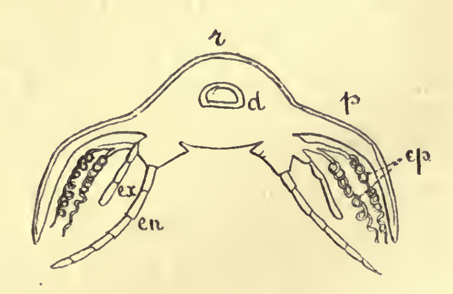


Fig. 282. **Cheirurus Quenstedtii**, von der Rückenseite.

Fig. 283. **Restaurirtes Rumpfsegment eines Trilobiten**, im Querschnitt (nach WALCOTT). *r* Rhachis, *p* Pleuren, *ep* Epipodialanhänge, *en* Endopodit, *ex* Exopodit.

Abschnitte, Kopfschild, Brust und Schwanzschild (Pygidium). Durch zwei annähernd parallele longitudinale Rückenfurchen zerfällt jeder dieser Abschnitte, besonders deutlich aber die Brust, in ein gewölbtes

Mittelfeld (Rhachis) und zwei Seitenfelder (Pleuren). Das Kopfschild ist unsegmentirt, halbkreis- oder halbmondförmig, mit der Rundung nach vorn und trägt gewöhnlich zwei grosse zusammengesetzte Augen. Das Vorkommen einfacher Augen ist sehr zweifelhaft. Die Brust besteht aus einer wechselnden (meist ziemlich beträchtlichen) Anzahl frei beweglicher Segmente. Das Schwanzschild erscheint aus einer verschiedenen Anzahl mit einander mehr oder weniger vollständig verschmolzener Segmente zusammengesetzt. Fast alle (oder alle?) Trilobiten vermochten ihren Körper nach Art der Asseln so einzurollen, dass Vorderrand des Kopfschildes und Hinterrand des Schwanzschildes sich berührten.

Gliedmaassen (Fig. 283). Sie sind in sehr seltenen Fällen erhalten. Es sind gegliederte schlanke Füsse, die sich in ziemlich gleicher Gestalt vom Kopfschild bis zum Ende des Schwanzschildes segmentweise wiederholen. Unter dem Kopfschild finden sich 4 Paar als Kieferfüsse bezeichnete Gliedmaassen, von denen das hinterste stärker als die übrigen entwickelt ist, das vorderste hinter der Oberlippe sich inserirt. Die Gliedmaassen des Rumpfes und des Pygidiums sind Spaltfüsse mit längerem Endopoditen und kürzerem Exopoditen und mit in 2 Gabeläste getheilten, faden- oder bandförmigen, einfachen oder spiralig gedrehten Epipodialanhängen am Basalglied, die wohl mit Sicherheit als Kiemen zu deuten sind. Diese Kiemen scheinen auch an den Gliedmaassen des Pygidiums, aber in verkümmertem Zustande, vorzukommen. Der Darmkanal durchzieht den Körper in gestrecktem Verlauf bis zum Ende des Schwanzschildes. Vor dem Munde findet sich am unteren und vorderen Umschlagsrand des Kopfschildes ein Schalenstück, das man als Oberlippe bezeichnet.

Man hat von einigen Trilobitenarten ziemlich vollständige Reihen von successiven Entwickelungs-(Larven-)stadien kennen gelernt. Auf den jüngsten Stadien ist der Kopfschild vorhanden, der Rumpf aber noch ganz unvollständig. Die Entwickelung des letztern geschieht meist so, dass das Pygidium der Brust voraneilt, und dass sich immer neue Brustsegmente am Vorderende des Pygidiums differenziren. Mit anderen Worten, es differenzirt sich die Brust successive von vorn nach hinten.

Das die Trilobiten betreffende Beobachtungsmaterial reicht hin, um zu zeigen: 1. dass dieselben Arthropoden sind, und 2. dass sie mit den Crustaceen am nächsten verwandt sind. Für die Crustaceennatur spricht unzweideutig die Thatsache, dass die Rumpffüsse gabelästig sind und Epipodialanhänge tragen. Ein näherer Vergleich mit bestimmten Krebsordnungen lässt sich aber deshalb nicht durchführen, weil bei den Trilobiten keine den vordern Antennen vergleichbaren vor dem Mund gelegenen Gliedmaassen bekannt geworden sind. Ob sie ganz fehlten oder rudimentär oder nicht versteinerungsfähig waren, steht ganz dahin. Sollten sie noch nachgewiesen werden, so würden dann die 5 Kopfgliedmaassen ungezwungen auf die 5 Kopfgliedmaassen der Krebse zu beziehen sein, und man könnte dann die Trilobiten als uralte Entomostraken betrachten, die mit den Phyllopoden von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten wären. Sie mit Malacostraken zu vergleichen, verbietet die verschiedenartige Gliederung des Körpers und die nicht constante, mit der der Malacostraken nicht übereinstimmenden Zahl der Leibessegmente.

Die Trilobiten waren Meeresbewohner. Agnostus (mit nur 2 Brustsegmenten). Trinucleus, Olenus, Paradoxides, Conocephalites

Sao, Calymene, Asaphus, Bronteus, Phacops, Cheirurus, Acidaspis, Lichas, Proetus, Harpes.

II. Die Gigantostraken (Merostomeae, Eurypteridae)

sind ebenfalls gänzlich ausgestorben. Sie lebten während des palaeozoischen Zeitalters.

Körperstamm (Fig. 284). Der langgestreckte, mit Schuppen bedeckte Körperstamm dieser grössten aller Arthropoden zerfällt in Kopf (Cephalothorax?), Brust und Abdomen. Der ungegliederte Kopf ist relativ klein, trägt zwei zusammengesetzte Seitenaugen und der Medianlinie sehr genähert zwei Ocellen. Brust und Abdomen bestehen je aus 6 Segmenten. An das 6. Abdominalsegment reiht sich ein Schwanzstachel oder ein flossenförmiges Endsegment an.

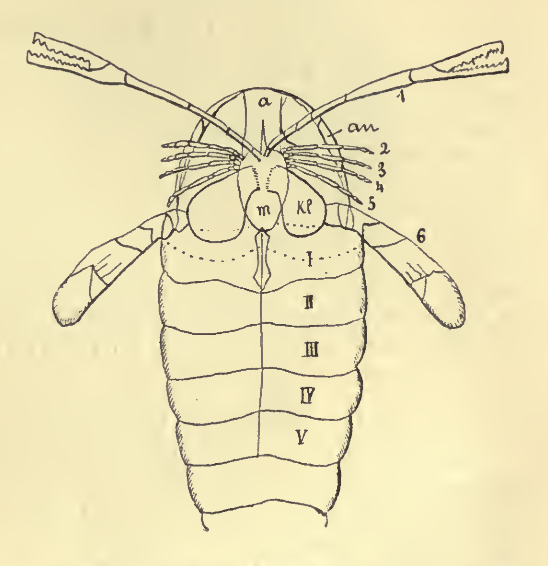


Fig. 284. **Pterygotus osiliensis**, oberer Silur. Unterseite restaurirt und verkleinert (nach F. SCHMIDT). *a* Epistoma, *m* Metastoma, 1—6 Füsse (1 Chelicer, 6 Ruderfuss mit grosser Kaulade *kl*), *I—V* Bauchplatten, *au* Auge.

Extremitäten. Der als Kopf bezeichnete Abschnitt trägt 6 Extremitätenpaare, die aus einer Reihe von Gliedern bestehen, also keine Spaltfüsse sind. Das vorderste Paar liegt vor dem Munde, ist bei Eurypterus ein feingegliedertes, kleines Fühlerpaar, bei Pterygotus ein langer Scheerenfuss mit kräftiger Scheere. Die Basalglieder der fünf folgenden Fusspaare inseriren im Umkreise des Mundes und besitzen eine nach innen gerichtete, bei Pterygotus besonders am letzten Kopffusspaar stark entwickelte Kaulade.

Das letzte Kopffusspaar ist viel stärker als die übrigen entwickelt, ruderförmig und diente offenbar als Schwimmfuss. An der Unterseite der 6-gliedrigen Brust finden sich 5 aus zwei Seitenhälften bestehende Platten (Blattfüsse), die sich dachziegelförmig übereinanderschieben und darunter liegende blättrige Kiemen bedecken. Die vorderste grösste Platte wird als Operculum bezeichnet. Das Abdomen ist gliedmaassenlos. Hinter dem Munde findet sich eine grosse ovale Platte, das Metastoma.

Die systematische Stellung der Gigantostraken ist unklar. In Zahl und Lage der Kopffüsse stimmen sie mit den Xiphosuren überein. Die Blattfüsse des Thorax erinnern ebenfalls etwas an diejenigen von Limulus, und besonders das Operculum scheint bei beiden Gruppen homolog

zu sein. Die Beziehungen zu den übrigen Arthropoden, speciell zu den Crustaceen und zu den Scorpionen, denen sie im Habitus ähneln, sind vielfach erörtert worden, bleiben aber deshalb unklar, weil der morphologische Werth der Gliedmaassen, besonders auch des vor dem Munde gelegenen Gliedmaassenpaares nicht annähernd sicher erkannt ist. Unsere Kenntniss vom Körperbau der Gigantostraken und Trilobiten hat (z. B. Entdeckung der Gliedmaassen der letzteren) in den letzten Decennien durch vielfache palaeontologische Arbeiten so unerwartete Bereicherungen erfahren, dass Hoffnung auf weitere Entdeckungen vorhanden ist.

Eurypterus. Pterygotus.

III. Hemiaspidae.

Ausgestorbene, palaeozoische Formen, die mit den Xiphosuren verwandt zu sein scheinen und vielleicht eine Art Bindeglied zwischen diesen und den Gigantostraken darstellen.

Der Körperstamm zerfällt in drei Regionen, einen ansehnlichen. von einem Schilde bedeckten Kopf, eine aus 5 oder 6 freien (selten verschmolzenen) Ringen bestehende Brust und ein Abdomen, das aus 3 oder mehr Segmenten besteht, auf welche ein kräftiger Schwanzstachel folgt. Der Kopfschild besitzt häufig 2 zusammengesetzte Seitenaugen. Ocellen fehlen. Zwei dorsale Längsfurchen verleihen der Brust ein trilobitenartiges Aussehen. Extremitäten unbekannt.

Bunodes, Hemiaspis, Belinurus.

IV. Xiphosura (Poecilopoda, Limulidae).

Der von einem harten und dicken Chitinpanzer bedeckte Körperstamm zerfällt in zwei Hauptabschnitte, die Kopfbrust (Cephalothorax) und den Hinterleib (Abdomen). Auf den Hinterleib folgt ein grosser und langer, von ihm beweglich abgesetzter, postanaler Schwanzstachel. Die Kopfbrust ist sehr umfangreich, beinahe halbmondförmig, mit zwei seitlichen, nach hinten gerichteten Hörnern. Auf ihrer Rückenseite finden sich zwei zusammengesetzte Seitenaugen und vor ihnen, der Medianlinie mehr genähert, zwei Ocellen. Das flache, gegliederte Abdomen, welches mit der Kopfbrust beweglich articulirt, ist im Umriss annähernd 6-eckig.

Die Oberseite der Kopfbrust ist gewölbt, die Unterseite concav vertieft.

Gliedmaassen (Fig. 285). Auf die Kopfbrust entfallen 7 Gliedmaassenpaare. Das vorderste liegt vor dem Mund, ist klein und endet mit einer Scheere. Es wird vom vorderen Theil der Schlundcommissur aus innervirt und dürfte (wenn ein Vergleich mit Crustaceen erlaubt ist) vielleicht dem 2. Antennenpaare entsprechen, während ein den vorderen Antennen entsprechendes Gliedmaassenpaar bei Limulus fehlt. Auf das erste als Cheliceren zu bezeichnende Gliedmaassenpaar folgen fünf kräftigere und längere Gliedmaassenpaare, die ebenfalls mit Scheeren endigen. Sie entspringen zu Seiten der spaltförmigen Mundöffnung und besitzen je einen Kaufortsatz am Basalglied. Die Kauvorsprünge der 4 vorderen Fusspaare sind mit Dornen bewaffnet, die des 5. Paares aber haben eine scharfe und schneidige Innenkante. Das 5. Fusspaar ist ausserdem noch durch abweichende Beschaffenheit des Endgliedes und durch

einen Anhang am Batalglied ausgezeichnet, den man als Exopodit gedeutet hat. Hinter dem Munde finden sich noch zwei griffelförmige Fortsätze, die Chilaria.

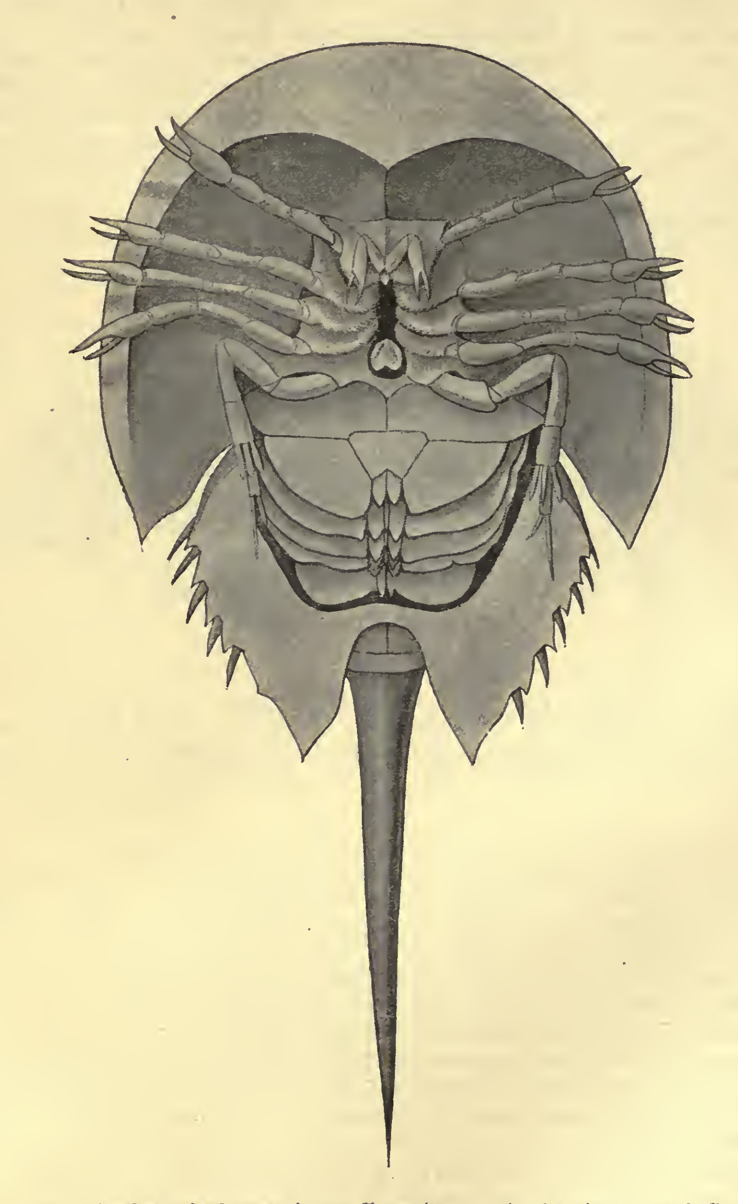


Fig. 285. **Limulus polyphemus**, junges Exemplar von der Bauchseite (nach PACKARD).

Das 7. Gliedmaassenpaar des Cephalothorax, welches an seinem hintersten Rande entspringt, ist von den vorhergehenden ganz abweichend gestaltet und stimmt viel mehr mit den Abdominal-

füssen überein. Es wird als Operculum bezeichnet und besteht aus 2 in der Mittelinie verbundenen Platten, welche die darauf folgenden Abdominalfüsse bedecken. Diese letzteren, 5 Paar an der Zahl, sind blattförmig und ähnlich gestaltet, wie das Operculum. An allen Blattfüssen kann man 2 durch Nähte begrenzte Reihen von Feldern unterscheiden, eine Aussenreihe mit grösseren Feldern (Exopodit) und eine innere mit kleineren Feldern (Endopodit). Die Endfelder oder Endglieder ragen frei vor. Die blattförmigen Abdominalfüsse tragen jederseits auf ihrer oberen (d. h. dem Körper zugewandten) Seite eine Kieme, die aus zahllosen weichhäutigen Integumentduplicaturen besteht, die wie die Blätter eines Buches angeordnet sind.

Die Blattfüsse dienen ausser zur Athmung auch zum Schwimmen. Es kommt ein sternales Endoskelet vor.

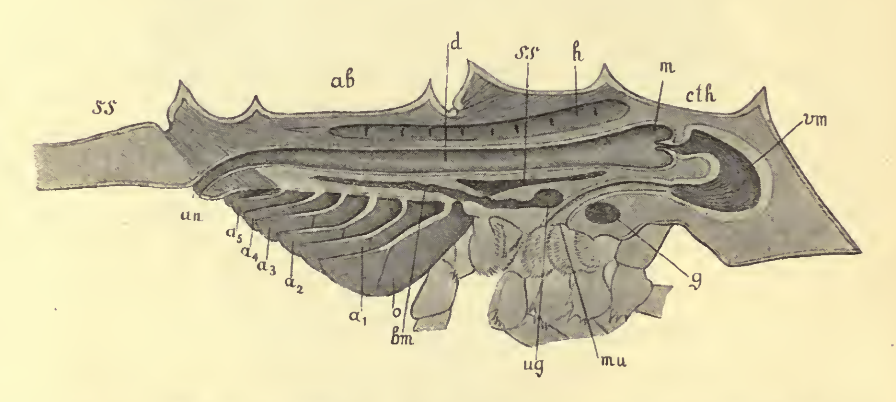


Fig. 286. **Medianer Längsschnitt durch einen jungen Limulus polyphemus** (nach PACKARD). *cth* Cephalothorax, *ab* Abdomen, *ss* Schwanzstachel, *vm* Vormagen, *m* Magen, *h* Herz. *ss* sternales knorpeliges Endoskelet, *d* Darm, *g* Gehirn, *ug* untere Schlundganglienmasse, *bm* Bauchmark, *o* Operculum, $a_1 - a_5$ kiementragende Abdominalanhänge, *mu* Mund, *an* After.

Nervensystem. Das Centralnervensystem besteht aus einer den Schlund umgebenden Ganglienmasse im Cephalothorax, welche sich in einen gangliösen Bauchstrang im Abdomen fortsetzt. Die ringförmige Ganglienmasse des Cephalothorax erweist sich als aus folgenden Theilen bestehend: 1. dem vor dem Schlunde liegenden Gehirn, welches die Nerven an die Seitenaugen und Ocellen abgiebt, und 2. sieben nahe aneinander gerückten postoralen Ganglienpaaren mit ihren Quercommissuren. Diese Ganglienpaare liefern die Nerven für die Kopfbrustfüsse. Der Bauchstrang des Abdomens besteht aus 6 Ganglien, von denen das letzte das grösste ist. Von diesen Ganglien gehen die Nerven an die Blattfüsse ab.

Das zusammengesetzte Auge (Fig. 287) von Limulus verdient eine besondere Erwähnung. Ueber jedem der zwei zusammengesetzten Augen ist der Chitinpanzer verdickt; nach aussen mit glatter Oberfläche, nach innen die darunter liegende Hypodermis durch zapfenartige Fortsätze in ebenso vielen Papillen vorstülpend.

Man kann jeden zu einem Chitinzapfen gehörenden Theil des Chitinpanzers als eine Einzellinse betrachten und einer jeden solchen

Einzellinse entspricht eine von ihren Nachbarinnen völlig gesonderte, wahrscheinlich aus 10 Zellen bestehende Retinula mit Rhabdom, Pigment und Nerv. Die Retinulae liegen in der Hypodermis. Das zusammengesetzte Auge von Limulus erweist sich also als aus zahlreichen dicht gedrängten, aber selbständigen einschichtigen Einzelaugen zusammengesetzt. Jedes Einzelauge entspricht einem einschichtigen Auge gewisser Myriapoden und des Scorpions, und das ganze zusammengesetzte Auge entspricht der Summe der Augen einer Seite dieser Arthropoden, nur dass der Chitinpanzer bei Limulus eine allen Einzelaugen gemeinsame Verdickung darbietet.

Darmkanal. Vom grossen Mund steigt ein langer Oesophagus nach vorn und oben auf, um in einen im vorderen Theile des Cephalothorax gelegenen musculösen Kau- oder Vormagen einzumünden, dessen Chitinintima in zahlreichen Längsfalten in das Lumen vorspringt. Auf den Vormagen folgt ein in seinem Anfangstheil erweiterter gestreckter Mitteldarm, welcher Cephalothorax und Abdomen durchzieht und vermittelst eines kurzen Enddarmes an der Basis des Schwanzstachels durch eine ventrale Afteröffnung nach aussen mündet. In den Mitteldarm münden die 4 Ausführungsgänge von 2 Paar reich im Cephalothorax verästelter Hepatopancreasdrüsen. Mit Ausnahme des Mitteldarmes findet sich am ganzen Darm eine chitinige Intima.

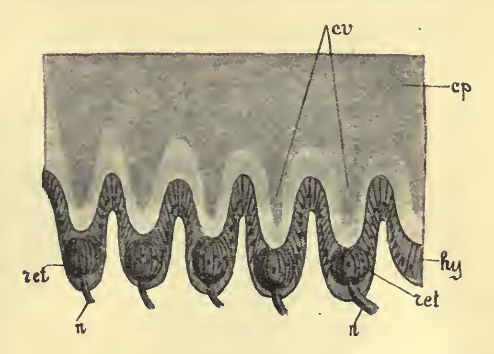


Fig. 287. Theil eines Schnittes durch das Auge von Limulus. *cp* Chitinpanzer, *cv* papillenförmig gegen die Einzelaugen vorspringende Verdickungen desselben, *hy* Hypodermis, *ret* Retinulae, *n* Nerven der Einzelaugen.

Circulationssystem. Das Herz ist ein langgestrecktes, mit 8 durch Klappen verschliessbaren Ostienpaaren ausgestattetes Rückengefäss.

Geschlechtsorgane. Die Geschlechter sind getrennt. Das kleinere Männchen unterscheidet sich äusserlich vom Weibchen auch dadurch, dass das vorderste oder die beiden vordersten postoralen Beinpaare nicht mit Scheeren, sondern mit Klauen endigen.

Die 2 Ovarien stellen netzförmig verästelte Schläuche dar, die an verschiedenen Stellen von beiden Seiten her mit einander in Verbindung treten. Die beiden Ovidukte bilden vor ihrer Ausmündung eine taschenförmige Erweiterung. Die weiblichen Geschlechtsöffnungen liegen an der (dem Körperstamm zugekehrten) Innenseite der Opercularplatte, und zwar an ihrer Basis rechts und links von der Medianlinie. Die beiden Hoden bestehen aus einer grossen Anzahl im Körper verbreiteter Bläschen, welche den sich vielfach verästelnden und anastomosirenden Samenleitern aufsitzen. Die männlichen Oeffnungen liegen an derselben Stelle, wie die weiblichen.

Coxaldrüsen. Jederseits im Cephalothorax liegt eine ansehn-

liche rothe Drüse, deren äussere Mündung nur bei jungen Thieren am Basalglied des fünften Beinpaares aufgefunden wurde. Ob diese Coxaldrüse der Schalendrüse der Krebse entspricht (welche dort auch am 5. Extremitätenpaar, d. h. der 2. Maxille, ausmündet), steht dahin. Wir wissen nämlich durchaus nicht (und es ist dies sogar unwahrscheinlich) ob das 5. Extremitätenpaar von Limulus dem 2. Maxillenpaare der Krebse entspricht.

Ontogenie. Darüber sei nur Folgendes bemerkt. Die 6 vordern Gliedmaassenpaare treten zuerst und gleichzeitig auf, dann folgt das 7. Paar (Operculum) und das 8. (erstes kiementragendes Abdominalfusspaar). Am Cephalothorax zeigen sich Andeutungen einer Segmentation. Der junge aus dem Ei schlüpfende Limulus zeigt den Cephalothoracalschild vollständig angelegt. Die Gliederung an diesem letzteren ist dann schon wieder verschwunden. Das Abdomen hingegen erscheint deutlich aus 8 Segmenten gebildet, doch sind die

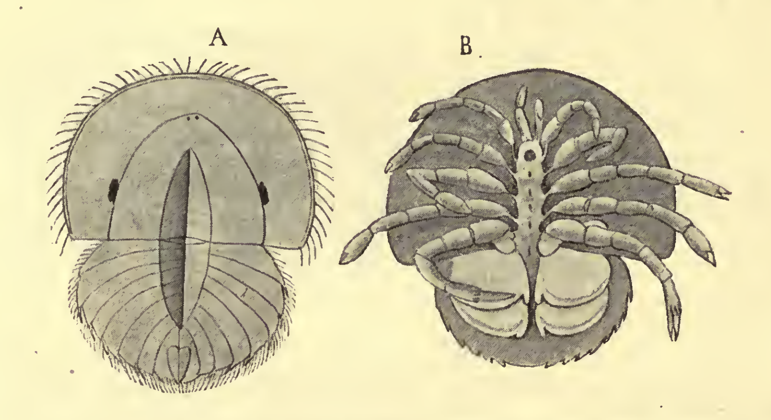


Fig 288. **Limulus polyphemus im sogenannten Trilobiten-Stadium.** *A* Rückenseite, *B* Bauchseite. (Nach KINGSLEY.)

Segmente nicht gegen einander beweglich. Der Schwanzstachel ist noch eine einfache, sehr kurze Platte. Die beiden zusammengesetzten Augen und die beiden Ocelli sind schon vorhanden. Hinter dem 1. Abdominalfusspaar zeigt sich die Anlage des zweiten. Auf diesem Stadium hat die Larve ein trilobitenartiges Aussehen, das noch durch zwei dorsale Längsfurchen vermehrt wird. Der allmähliche Uebergang des Trilobiten-Stadiums in das Limulus-Stadium erfolgt dadurch, dass sich successive von vorn nach hinten die noch fehlenden Abdominal-Blattfüsse anlegen. Die Blattfüsse werden gabelästig. Es entwickeln sich an ihnen die Kiemen, welche beim Trilobitenstadium nur am vordersten Abdominalfusspaar angelegt waren. Das Abdomen verliert die Segmentirung. Die Schwanzplatte verlängert sich fortschreitend zu dem Schwanzstachel.

Systematische Stellung. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Xiphosuren mit den Krebsen sind jedenfalls sehr entfernte. Bei der zur Zeit vorhandenen Unmöglichkeit, die Extremitäten von Limulus mit typischen Krebsextremitäten zu homologisiren, die Gliederung des Limuluskörpers mit der Gliederung irgend eines Krebskörpers im Einzelnen zu vergleichen, erscheint der Spaltfusscharakter der Blattfüsse und des 6.

Thoracalfusspaares als das einzige specifische Krebsmerkmal der Xiphosuren, wenn wir von der Kiemenathmung absehen. Viel enger ist offenbar die Verwandtschaft der Xiphosuren mit den fossilen Hemiaspiden und Gigantostraken. Xiphosuren, Hemiaspiden und Gigantostraken sind vielleicht selbst wieder mit den Trilobiten stammverwandt. Jedenfalls aber erscheint es nach dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft wahrscheinlich, dass alle diese Gruppen mit der Crustaceenklasse nur an der Wurzel zusammenhängen. Die von einigen Forschern angenommenen Beziehungen der Gigantostraken und Xiphosuren zu den Arachnoiden, speciell den Scorpionen, sollen später erörtert werden.

Einzige Gattung Limulus. Marin. L. moluccanus. Molukken, Sundainseln. L. polyphemus Ostküste von Nordamerika.

Wichtigste Litteratur.

Zur allgemeinen Orientirung:

Karl A. Zittel. *Handbuch der Palaeontologie.* 1. *Abth.* 2. *Band. Mollusca und Arthropoda. München und Leipzig.* 1881—1885.

Trilobitae.

H. Burmeister. *Die Organisation der Trilobiten. Berlin* 1843.
J. Barrande. *Système silurien du centre de la Bohème. vol. I. Prag* 1852. *Supplement* 1874.
J. W. Salter *and* **H. Woodward.** *A Monograph of British Trilobites. Palaeontographical Society* 1867—1884.
Fr. Schmidt. *Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten. I. Mém. de l'Acad. imp. de St. Pétersbourg. sér. VII. tome* 30. 1881.
C. D. Walcott. *The Trilobitae. New and old evidence relating to its organisation. Bull. Mus. Comp. Zoology, Cambridge, Mass. vol. VIII.* 1881.

Gigantostraca und Hemiaspidae.

J. Nieszkowski. *Der Eurypterus remipes aus den obersilurischen Schichten der Insel Oesel, in: Archiv f. Naturgeschichte Liv-, Est- und Kurlands.* 1. *Ser.* 2. *Band.* 1859.
H. Woodward. *A monograph of British fossil Crustacea belonging to the order Mesostomata. Palaeontographical Society. Part I—V.* 1866—1878.
Arbeiten von Huxley, Salter, Woodward, Baily, Schmidt u. s. w.

Xiphosura.

Alph. Milne-Edwards. *Recherches sur l'anatomie des Limules, in: Ann. Sciences naturelles.* 5e *serie. t. XVII. Paris* 1873.
A. J. Packard. *The anatomy, histology and embryology of Limulus polyphemus, in: Mém. Boston Society Natural History. Boston* 1880.
E. Ray Lankester. *Limulus an Arachnid, in: Quart. Journal Micr. Science vol.* 21. *London* 1881.
J. S. Kingsley. *Notes on the embryology of Limulus: Quart. Journ. Microsc. Science. vol.* 25. *London* 1885.
Abhandlungen von J. van der Hoeven, Gegenbaur, Packard, Dohrn, R. Owen, Gulland u. s. w.

II. Anhang zur Klasse der Krebse.

Die Pantopoden (Pycnogoniden).

Der Körperstamm ist im Vergleich zu den langen und schlanken Gliedmaassen äusserst reducirt und zerfällt in drei Abschnitte, Schnabel, Rumpf und Hinterleib. Der Schnabel ist eine Abgliederung des vordersten Rumpfsegmentes. An seiner Spitze liegt der von drei Lippen umstellte Mund, und in seinem Innern birgt er den grössten Theil des Vorderdarmes (Reusenapparat). Er besteht aus drei sich der Länge nach aneinander legenden Stücken, einem oberen medianen und zwei unteren seitlichen. Der Rumpf besteht aus 6 Segmenten, von denen aber immer die drei vorderen miteinander verschmolzen sind, und zeigt seitliche Ausstülpungen oder Fortsätze, an deren Spitze die Rumpfgliedmaassen eingelenkt sind. Der Hinterleib ist ungegliedert, kurz, stummelförmig, gliedmaassenlos.

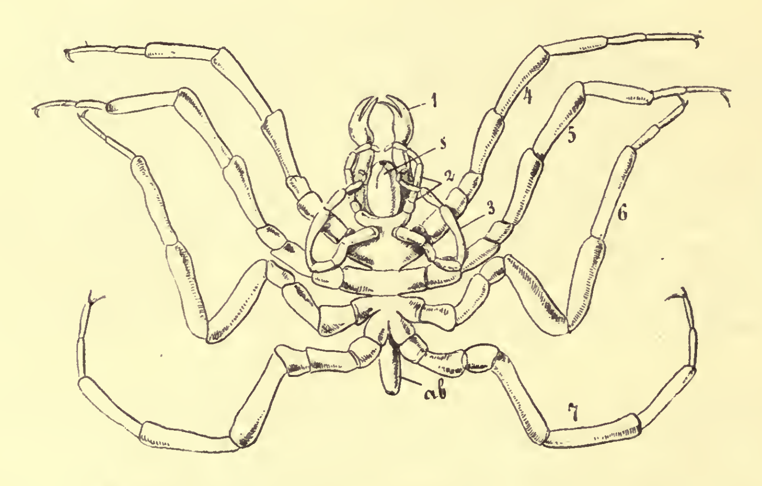


Fig. 289. **Nymphon hispidum**, Männchen, Bauchseite. (Nach einer Figur von HOEK.) Die Borsten sind weggelassen. 1—7 Gliedmaassen (1 Chelicer, 3 Eierträger), *s* Schnabel, *ab* Abdomen.

Extremitäten. Typisch kommen 7 Paar Extremitäten vor. Die erste Extremität (Cheliceren) (I) wird vom Gehirn aus innervirt, endigt bei jungen Thieren mit einer Scheere, ist bei den erwachsenen aber häufig verkümmert oder fehlt ganz. Die folgenden Extremitäten (II—VII) werden von den Ganglien des Bauchmarkes innervirt, und zwar Extremität II und III vom vordersten Bauchganglion, das bei der Larve aus zwei getrennten Ganglien besteht. Das 2. Extremitätenpaar ist gewöhnlich kürzer als die folgenden und kann bei mehreren Gattungen fehlen. Das 3. Extremitätenpaar ist bei den Männchen aller Pantopoden entwickelt und fungirt bei diesen als Eierträger. Bei mehreren Gattungen fehlt es im weiblichen Geschlecht. Die Extremitäten IV—VII fehlen

nie, sind neungliedrig, endigen mit Krallen und sind im Vergleich zum Körperstamm ausserordentlich lang, was dem ganzen Körper einen spinnenartigen Habitus verleiht. Sämmtliche Extremitäten bestehen aus nur einer Reihe von Gliedern.

Das Nervensystem besteht bei den erwachsenen Thieren aus oberem Schlundganglion, Schlundcommissur und Bauchmark. Letzteres weist 4 oder 5 Paar Ganglien auf, von welchen die Nerven für Extremität II—VII entspringen, und endigt hinten mit einem oder 2 reducirten Ganglienpaaren, von denen das letzte die Nerven an das Abdomen abgiebt. Da das vorderste Ganglion des Bauchmarkes aus 2 oder 3 bei der Larve distinkten Ganglienpaaren besteht, so wäre die complete Zahl der Ganglienpaare des Bauchmarkes 8, wovon 7 auf den Rumpf, 1 auf das Abdomen kommen. Demgemäss dürfte die Zahl der Rumpfsegmente und wohl auch der Gliedmaassenpaare ursprünglich 8 gewesen sein. Vom oberen Schlundganglion entspringen die Nerven für die Augen, diejenigen für das erste Gliedmaassenpaar und ein Theil der Schnabelnerven. Ein anderer Theil der Schnabelnerven wurzelt im vorderen Theile des ersten Bauchganglions. Im Schnabel findet sich ein complicirtes Nervensystem mit Ganglien.

Vier Augen, jedes mit cuticularer Linse und einer von Pigment umgebenen Retina, liegen auf einem Hügel auf der Rückseite des ersten Rumpfsegmentes.

Der Darmkanal lässt die 3 Abtheilungen: Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm, unterscheiden. Der Vorderdarm, im Schnabel gelegen, zeigt ein complicirtes inneres Gerüst und einen Reusenapparat. Der gestreckte Mitteldarm ist mit langen Blindsäcken versehen, welche in die Extremitäten I, IV, V, VI, VII hineinragen, bisweilen bis in deren Endglied.

Der After liegt am Ende des Hinterleibes.

Besondere Athmungsorgane fehlen.

Das Herz besitzt 2—3 Ostienpaare, seine dorsale Wand wird vom Rückenintegument gebildet.

Die Geschlechter sind getrennt.

Die Geschlechtsdrüsen sind paarige Schläuche, die sich zu Seiten und oberhalb des Darmes durch den Rumpf erstrecken und hinter dem Herzen durch ein unpaares Stück verbunden sind. Sie geben Nebenschläuche in die Extremitäten IV—VII ab, an deren zweitem Gliede sie nach aussen münden. Doch fehlen im männlichen Geschlecht die Geschlechtsöffnungen an Extremität IV und meist auch an Extremität V. Bei Pycnogonum und Rhynchothorax findet sich jederseits im weiblichen Geschlecht nur eine Oeffnung, nämlich an Extremität VII. Bei den Männchen finden sich im vierten Gliede der Extremitäten IV—VII Kittdrüsen (Coxaldrüsen?), deren Sekret die aus den weiblichen Geschlechtsöffnungen austretenden Eier zu dem Eierballen verkittet, welchen die Männchen an den zu Eierträgern umgestalteten Extremitäten des 3. Paares herumtragen.

Als Exkretionsorgane gedeutete Drüsen finden sich in Extremität II und III, wo sie am 4. oder 5. Gliede ausmünden.

Ontogenie. Die meisten Pycnogoniden durchlaufen eine mehr oder weniger complicirte Metamorphose. Die jüngste ungegliederte Larve trägt 3 Extremitätenpaare, welche den Extremitäten I, II und III des erwachsenen Thieres entsprechen. Extremität I endigt mit einer Klaue.

Mit der Naupliuslarve der Krebse zeigt diese Larve, trotz der Dreizahl der Extremitätenpaare, keine nähere Uebereinstimmung, und auch die Extremitäten selbst zeigen, da sie alle nur aus einer Reihe von Gliedern bestehen, nicht die Charaktere der Naupliusgliedmaassen. Die Weiterentwickelung erfolgt durch Auftreten neuer Segmente am hintern Körperende und Differenzirung derselben und ihrer Extremitäten in der Richtung von vorn nach hinten. Die Darmblindsäcke ragen anfänglich nicht in die Extremitäten hinein.

Offenbar ist in der ausserordentlichen Reduktion des Rumpfes und in der starken Längenentwickelung der Gliedmaassen das bedingende Moment für den Eintritt von Darmblindsäcken und Seitenschläuchen der Geschlechtsdrüsen in das Innere der Gliedmaassen zu suchen.

Die Pantopoden scheinen innerhalb der Arthropoden eine ganz isolirte Stellung einzunehmen. Bei dem Mangel einer typischen Nauplius- oder Zoëalarve fehlt die Berechtigung, sie in die Nähe der Krebse zu stellen, und auch zu andern Arthropodenklassen lassen sich keine sicheren Beziehungen nachweisen. Manche Forscher halten die Pantopoden für Verwandte der Spinnen, indem sie für die Gliedmaassen folgende Homologien aufstellen. Extremität I = Cheliceren oder Kieferfühler; Extremität II + die paarigen Stücke des Schnabels = Unterkiefer- und Kiefertaster; Extremität III—VI = 4 Beinpaare der Spinnen. Extremität VII fehlt den erwachsenen Spinnen; doch wird darauf hingewiesen, dass bei einigen Arachniden an den Abdominalsegmenten vorübergehend während der Embryonalentwickelung Anlagen paariger Extremitäten auftreten. — Dem gegenüber ist zu bemerken, dass die Zugehörigkeit der zwei paarigen Schnabelstücke der Pantopoden zu der Extremität II und die Homologie der beiden Theile zusammengenommen mit Unterkiefer- nebst Kiefertaster der Arachnoiden durchaus nicht erwiesen ist. Die innere Organisation und die Entwickelung liefert wenig Anhaltspunkte für eine Vergleichung der Pantopoden speciell mit Arachnoiden, da den Mitteldarmblindsäcken wohl kaum eine grosse morphologische Bedeutung zukommt.

Die Pantopoden leben ausschliesslich im Meere. Nymphon, Pallene, Phoxichilidium, Ammothea, Pycnogonum. Collossendeis gigas ist eine Riesenform in grossen Meerestiefen. Die längste Extremität wird bis 30 cm lang, während der ganze Stamm nur 8 cm Länge erreicht.

Wichtigste Litteratur.

Anton Dohrn. *Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Eine Monographie in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 3. Band.* 1881.

P. P. C. Hoek. *Report on the Pycnogonida, in: Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Zoology vol. III.* 1881. *Uebersetzung des allgem. Theils in: Arch. Zool. expérimentale. vol.* 9. 1882.

In diesen Werken die weitern Litteraturangaben.

VI. KAPITEL.

Der Arthropoden zweiter Theil. Von der Organisation und Entwickelung der luftathmenden Gliederfüssler (Tracheata).

Systematischer Ueberblick.

I. Klasse. **Protracheata (Onychophora).**

Körper wurmförmig. Ein Paar praeorale Fühler am Kopfende. In der Mundhöhle ein Paar hornige Kiefer, zu Seiten des Mundes Oralpapillen (Schleimpapillen). Zahlreiche kurze, fast stummelförmige Beinpaare. Athmen durch Röhrentracheen, deren äussere Oeffnungen über den ganzen Körper zerstreut sind. Mit zahlreichen, segmental angeordneten Nephridienpaaren. Mit Coxaldrüsen an den Beinen. Herz ein gestrecktes Rückengefäss mit zahlreichen Ostienpaaren.

II. Klasse. **Antennata (Myriapoda et Hexapoda).**

Ein Paar praeorale Fühler, 3 Paar Mundgliedmaassen. Rumpf entweder homonom gegliedert und dann mit zahlreichen gegliederten Beinpaaren, oder heteronom gegliedert und dann sind die Gliedmaassen auf die drei Segmente der vorderen Rumpfregion, der Brust, beschränkt, während die hintere Region, der Hinterleib, gliedmaassenlos ist. Ueberall ist der Kopf von dem Rumpf deutlich abgesetzt. Athmen durch Röhrentracheen, deren äussere Oeffnungen (Stigmen) segmental angeordnet sind. Das Herz ist bei den homonom gegliederten Myriapoden ein langgestrecktes, mit vielen segmental angeordneten Ostienpaaren versehenes Rückengefäss, welches den Rumpf der Länge nach durchzieht; bei den Hexapoden ist es auf das Abdomen beschränkt.

III. Klasse. **Chelicerota sive Arachnoidea.**

Keine den Fühlern der Antennaten und Protracheaten vergleichbaren, praeoral angelegten Gliedmaassen. Mehrere vordere Leibessegmente (7 inclusive Kopflappen) sind zu einer als Kopfbrust (Cephalothorax) bezeichneten ungegliederten Region verschmolzen, welche 6 Paar Extremitäten trägt, von denen das vorderste vor den Mund gerückt ist. Die beiden vordersten Paare sind als Mundgliedmaassen entwickelt und werden das erste als Kieferfühler (Cheliceren), das zweite als Kiefertaster (Pedipalpen) bezeichnet. Die 3 übrigen Extremitätenpaare sind gegliederte, meist lange Beine. Abdomen gegliedert oder ungegliedert oder mit der Brust ver-

schmolzen, ohne ausgebildete Gliedmaassen. Athmen entweder ausschliesslich durch Fächertracheen, oder gleichzeitig durch Fächertracheen und Röhrentracheen oder ausschliesslich durch Röhrentracheen. Zahl der Stigmen beschränkt, höchstens 4 Paare. Die Stigmen liegen fast immer am Abdomen. Herz auf das Abdomen beschränkt, selten fehlend.

I. Klasse. Die Protracheaten (Onychophoren).

Die genauere Kenntniss der Organisation der einzigen zu dieser Abtheilung gehörenden Gattung Peripatus ist deshalb von der grössten Wichtigkeit, weil Peripatus unzweideutige Annelidencharaktere mit unzweideutigen Tracheatencharakteren vereinigt. Von allen lebenden Arthropoden dürfte Peripatus noch am meisten die ursprüngliche Organisation der Vorfahren der Tracheaten beibehalten haben.

Fig. 290.

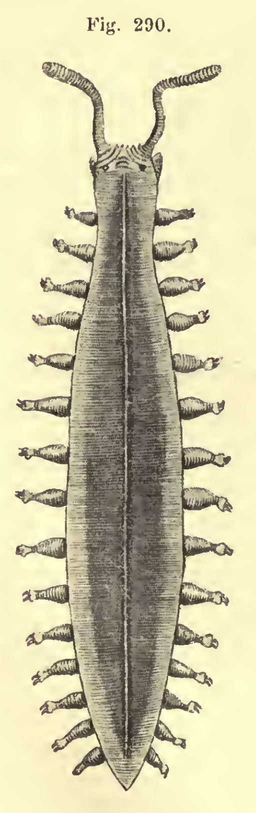


Fig. 291.

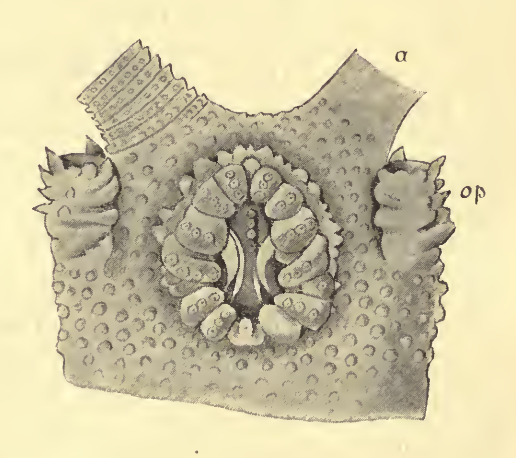


Fig. 290. **Peripatus Novae Zealandiae** (nach Sedgwick).

Fig. 291. **Peripatus Edwardsii**, Kopf von der Unterseite. *a* Basaltheile der Antennen, *op* Oralpapillen. Man sieht die den Eingang zur Mundhöhle umstellenden Papillen und in der Mundhöhle die Kiefer. (Nach Sedgwick.)

Körperstamm. Der weichhäutige Körper ist gestreckt und erinnert in seinem Habitus auffallend an gewisse Anneliden, z. B. Hesione. Der Körperstamm ist leicht dorso-ventral abgeplattet, mit gewölbter Rückenseite und ziemlich flacher Bauchseite. Die Haut ist quergeringelt. Eine Segmentirung wird äusserlich am Körper nur durch die Fussstummel angedeutet. Der Kopf erscheint vom Rumpfe ziemlich deutlich

abgesetzt. Ueber den ganzen Körper zerstreut finden sich warzenförmige Papillen, von denen jede an ihrer Spitze einen hohlen Stachel trägt. Am Kopfe liegt jederseits auf dem Rücken ein Auge, auf der Bauchseite der mediane Mund. Der After liegt terminal am hinteren Körperende.

Extremitäten. Das Kopfende trägt dorsalwärts zwei geringelte, ziemlich schlanke Antennen. In der Mundhöhle liegt jederseits ein sichelförmiger Kiefer, der aus zwei an ihrer inneren scharfen Kante bezahnten Chitinplatten besteht. Rechts und links vom Munde erhebt sich ein kurzer, geringelter, mit Papillen besetzter Fortsatz, den man als Mundpapille oder Schleimpapille bezeichnet. Der Rumpf trägt eine bei den ver-

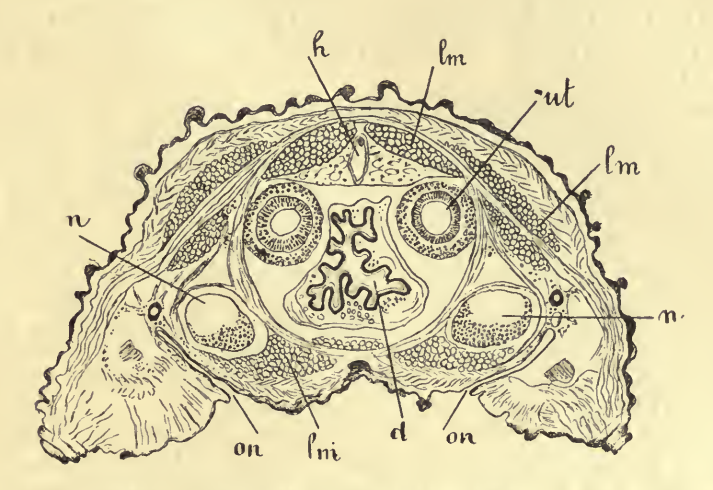


Fig. 292. **Querschnitt durch das drittletzte Körpersegment eines weiblichen Peripatus Edwardsii** (nach GAFFRON). *n* Längsstämme des Nervensystems, *h* Herz (contractiles Rückengefäss), *lm* Längsmuskeln, *ut* Uterus, *d* Darm, *on* äussere Oeffnungen der Nephridien.

schiedenen Arten verschiedene (14—42) Anzahl von gleichartigen Extremitätenpaaren. Diese Extremitäten sitzen dem Körperstamm seitlich da auf, wo die gewölbte Rückenseite in die flache Bauchseite umbiegt. Jede Extremität ist stummelförmig, mit Querreihen von Papillen besetzt, welche ihr ein geringeltes Aussehen verleihen, und zerfällt in zwei Theile, ein grösseres proximales, conisches Bein und einen viel kleineren, schmächtigen, distalen Fuss, der an seinem Ende 2 Chitinkrallen trägt.

Haut. Das Körperepithel (Hypodermis) ist aussen von einer zarten Chitincuticula bedeckt. Die Stacheln auf den Papillen und Haken an den Füssen gehören ebenfalls zu den von der Hypodermis ausgeschiedenen Cuticularbildungen. Unter der Hypodermis liegt eine eigenthümliche, aus in verschiedenen Richtungen verlaufenden Fasern gebildete Subepithelialschicht.

Musculatur (Fig. 292). Peripatus besitzt einen stark entwickelten Hautmuskelschlauch, der von aussen nach innen aus folgenden Schichten besteht: 1) eine Ringfaserschicht, 2) eine doppelte Schicht sich kreuzender Diagonalfasern, 3) eine mächtige Längsfaserschicht, die aus verschiedenen Bündeln besteht,

deren Anordnung auf dem Querschnitt des Körpers die Figur 292 erläutert. Zu diesen Schichten kommen noch zahlreiche sagittale oder transversale Muskelfasern hinzu, welche den dorsoventralen oder transversalen Muskelfasern der Annulaten entsprechen. Ein Theil dieser Fasern verläuft so durch die Leibeshöhle, dass dieselbe in eine mediane und zwei seitliche Abtheilungen getrennt wird, von denen die erstere das Herz, den Darm, die Geschlechtsorgane, die letzteren die Längsstämme des Nervensystems und die Segmentalorgane bergen. Die Musculatur der Extremitäten wird vorzugsweise von der Diagonalfaserschicht und von der Sagittalmusculatur geliefert. Besondere Muskeln dienen zur Bewegung der Fusskrallen, der Kiefer u. s. w.

Sämmtliche Muskelfasern mit Ausnahme derjenigen der Kiefermuskeln von Peripatus entbehren der Querstreifung.

Der innen wimpernde Darmkanal durchzieht den Körper in ziemlich gestrecktem Verlaufe. Er zerfällt in folgende Abschnitte: Mundhöhle, Pharynx, Oesophagus, Mittel- oder Magendarm und Rectum. Die Mundhöhle, in deren Grunde erst der eigentliche Mund liegt, kommt ontogenetisch dadurch zu Stande, dass eine Reihe von den Mund umstellenden Papillen miteinander verwachsen, dabei die Kiefer einschliessen und so um den Mund herum einen ringförmigen Wall bilden. Vor dem Mund, innerhalb der Mundhöhle, liegt ein medianer Wulst, die Zunge. An der hinteren Uebergangsstelle der Mundhöhle in den Pharynx, d. h. am hinteren Mundrand, findet sich eine nach hinten gerichtete Ausbuchtung, in welche der unpaare Endtheil von zwei Speicheldrüsen einmündet, welche als lange, einen grossen Theil des Körpers der Länge nach durchziehende Schläuche in den beiden seitlichen Abtheilungen der Leibeshöhle liegen. An ihrem vordersten Ende, nahe der Umbiegung gegen den gemeinsamen Endabschnitt zu, besitzt jede Speicheldrüse einen blindsackartigen, blasenförmigen Anhang. Der Pharynx, der bis in die Gegend zwischen dem ersten und 2. Beinpaar reicht, besitzt eine sehr dicke Muskelwand, sein Lumen ist auf dem Querschnitt Y-förmig. Der Oesophagus ist kurz. Seine aus einer äusseren Längs- und inneren Ringmuskellage bestehende Muskelwandung ist viel dünner als am Pharynx. Der Magendarm erstreckt sich von der Gegend des 2. Beinpaares bis gegen das hinterste Körperende. Seine Wand ist gefaltet, die Muskelschicht (äussere Ring-, innere Längsmuskeln) äusserst dünn. Nirgends ist er durch Mesenterien an der Leibeswand befestigt. Das vom Mitteldarm deut-

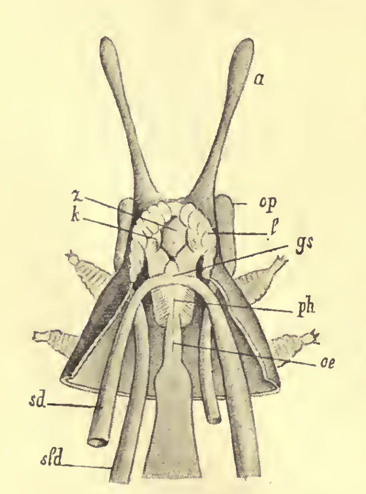


Fig. 293. **Vorderes Körperende von Peripatus capensis**, von der Bauchseite, geöffnet (nach Balfour). *a* Antenne, *z* Zunge, *k* Kiefer, *sd* Speicheldrüse, *gs* gemeinsames Endstück der beiden Speicheldrüsen, *ph* Pharynx, *oe* Oesophagus, *l* die Mundhöhle umstellende Lippenpapillen, *op* Oral- oder Schleimpapillen.

lich abgesetzte **Rectum** ist beträchtlich enger, mit ziemlich gut entwickelter Muskelwand.

Ein **Endothel** (Peritonealepithel) überzieht die äussere Muskelwand des Darmkanals und die übrigen in der Leibeshöhle liegenden oder sie begrenzenden Organe.

Das **Nervensystem** (Fig. 294) von Peripatus besteht aus einem grossen vor und über dem Pharynx im Kopfe gelegenen **Gehirn** (oberen Schlundganglion) und zwei von demselben ausgehenden ventralen **Längsnervenstämmen**, welche, weit von einander entfernt, in den seitlichen Abtheilungen der Leibeshöhle den Körper bis zu seinem hinteren Ende durchziehen und durch zahlreiche Quercommissuren mit einander verbunden sind, von denen auf jedes (einem Extremitätenpaar entsprechende) Körpersegment eine grössere Anzahl (9—10 bei Peripatus capensis) kommt. Die Längsstämme zeigen segmentale, den Extremitäten entsprechende, aber nur schwache Anschwellungen und sind mit einem continuirlichen Ganglienzellbelag versehen. Am hintersten Leibesende gehen sie über dem Rectum in einander über. An dem Verbindungsstück fehlt der Ganglienzellbelag. In regelmässigen Abständen, den Quercommissuren ziemlich entsprechend, gehen zahlreiche Nerven seitlich von den Längsstämmen in deren ganzem Verlauf ab. Jede Extremität wird von zwei solchen Seitennerven versorgt. Die Nerven für die Kiefer gehen von der Stelle ab, wo die Längsstämme

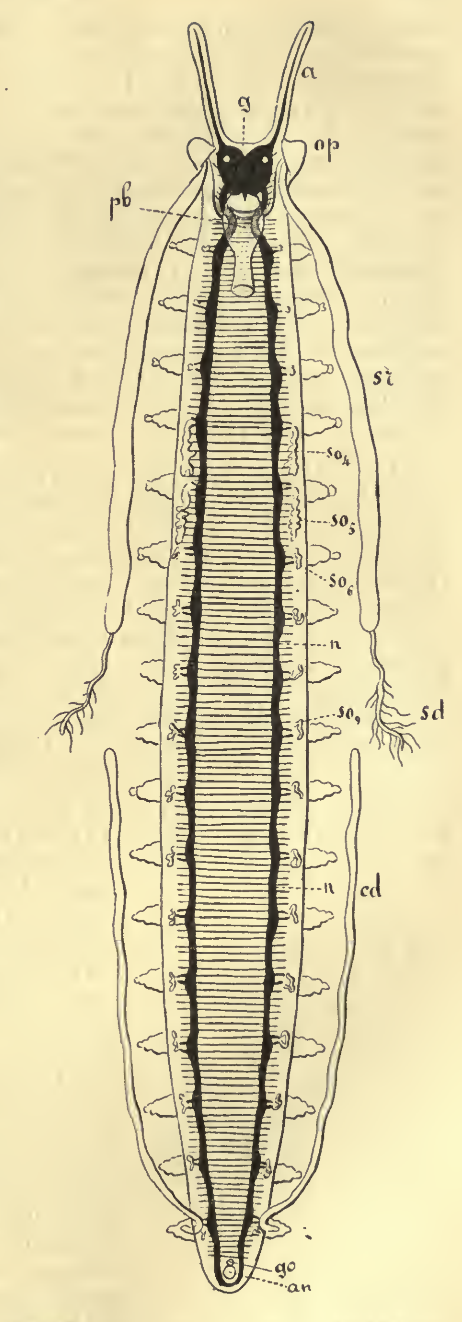


Fig. 294. **Anatomie von Peripatus capensis** (nach BALFOUR). Der Darmkanal ist hinter dem Pharynx abgeschnitten und entfernt. *g* Gehirn, *a* Antenne, *op* Oral- oder Schleimpapille, *sd* Schleimdrüse, *sr* deren zugleich als Ausführungsgang dienendes Schleimreservoir, so_4, so_5, so_6, so_9 Nephridien, und zwar des 4., 5., 6. und 9. Paares, *cd* verlängerte Coxaldrüse des letzten Fusspaares, *go* Geschlechtsöffnung, *an* After, *ph* Pharynx, *n* Längsstamm des Nervensystems.

in das Gehirn einmünden, etwas weiter hinten (wenn man will, am hinteren Ende der Schlundcommissur) entspringen die Nerven für die Mundpapillen. Vom Gehirn gehen, abgesehen von kleinen Nerven, kräftige Nerven an die Antennen ab. Aus seinem unteren Theile entspringen ferner 2 Nerven, die in die Zunge und in die dorsale Wand des Pharynx verlaufen und sich am Anfangstheil des Oesophagus zu einem unpaaren dorsomedianen Nerven vereinigen. Wir haben es hier mit einem sympathischen Nervensystem zu thun.

Die beiden Augen stimmen in ihrem Bau ziemlich mit dem p. 230 beschriebenen Alciopidenauge der Chaetopoden überein. Doch fehlt der mit Augenflüssigkeit erfüllte Raum zwischen Linse und Stäbchenschicht. Das Peripatusauge geht ontogenetisch aus einer hohlen Einstülpung des Kopfectoderms neben der Gehirnanlage hervor. Die Einstülpung schliesst sich ab und wird zur Augenblase. Die Verbindung mit dem Gehirn soll erst nachträglich durch Hervorwachsen des Sehnerven aus dem Gehirn zu Stande kommen.

Circulationssystem. Peripatus besitzt ein den Körper vom ersten bis zum vorletzten Rumpfsegment durchziehendes contractiles Rückengefäss oder Herz, das mit paarigen und regelmässig segmental angeordneten, durch Klappen verschliessbaren Ostien ausgestattet ist. Dasselbe liegt, auf seiner Ventralseite in ein dem Fettkörper der Insekten verglichenes Gewebe eingebettet, in einem Pericardialsinus, der von der darunter liegenden Leibeshöhle durch ein horizontales Septum unvollständig getrennt ist. Das aus Endothel und querverlaufenden Muskelfasern gebildete Septum ist nämlich zu beiden Seiten der Mittellinie gitterförmig durchbrochen. An der dorsalen Herzwand verläuft, wie bei Juliden, ein medianer Längsnerv. (Ausser dem Herzen soll noch ein sehr feines medioventrales Längsgefäss vorkommen.)

Exkretionsorgane (Nephridien). Jedes Rumpfsegment von Peripatus ist mit einem Nephridienpaar ausgestattet. Die Nephridien liegen in den seitlichen Abtheilungen der Leibeshöhle und münden an der Unterseite der Extremitäten nahe deren Basis. Jedes Nephridium (Fig. 295) besteht aus folgenden drei Theilen: 1) einer Endblase, welche durch die äussere Oeffnung nach aussen mündet, 2) einem schlingenförmig auf sich selbst zurückgebogenen Nephridialkanal, der 3) mit einem nach der Leibeshöhle zu offenen, in der Nähe der Endblase gelegenen Trichter endigt. Die Nephridien zeigen also den typischen Bau und die typische Anordnung von Annulatennephridien. An den Nephridien des 4. und 5. Rumpfsegmentes ist der Nephridialkanal bedeutend länger und in viele Schlingen gelegt. Die Nephridien der drei ersten Rumpfsegmente sind viel kleiner als die übrigen, ihr Nephridialkanal ist kurz und bildet keine Schlinge. Die Nephridien fehlen



Fig. 295. **Ein Nephridium von Peripatus Edwardsii** (nach GAFFRON). *tr* Trichter, *sg* Schleifenkanal oder Nephridialgang, *eb* Endblase des Nephridiums.

scheinbar je nach den Arten im vorletzten oder drittletzten (letzten oder vorletzten beintragenden) Rumpfsegment, doch ist der Nachweis geliefert, dass die hier ausmündenden Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane umgewandelte Nephridien sind. Umgewandelte Nephridien sind ferner zwei sogenannte Analdrüsen, welche im letzten Körpersegmente (dem extremitätenlosen Aftersegment) in der Nähe des Afters ausmünden. Sie fehlen dem Weibchen im erwachsenen Zustande, treten aber im Verlaufe der Entwicklung vorübergehend auf. Aeusserst wichtig ist ferner der ontogenetisch gelieferte Nachweis, dass die Speicheldrüsen die umgewandelten Nephridien des in den Kopf einbezogenen Segmentes der Oralpapillen sind. Als auf den ectodermalen Theil reducirte Nephridien des Kiefersegmentes werden 2 blind endigende Kanäle gedeutet, welche in der Nähe der Kieferbasis in die Mundhöhle sich öffnen.

Athmungsorgane. Von grösster Wichtigkeit ist die Thatsache, dass Peripatus jene für die Tracheaten charakteristischen und nur bei diesen vorkommenden Athmungsorgane besitzt, die man als Tracheen oder Luftröhren bezeichnet. Diese bestehen bei Peripatus aus ausserordentlich langen, weit im Körper verbreiteten, nicht verästelten, sehr feinen und dünnen, mit Luft erfüllten Chitinröhrchen, die büschelweise vereinigt am Grunde flaschenförmiger Einsenkungen der Haut ausmünden. Die äussere Oeffnung einer solchen Einsenkung kann man, wie bei den Tracheaten, als Stigma bezeichnen. Bei Perip. Edwardsii sind die Stigmata in grosser Anzahl völlig unregelmässig auf die ganze Körperoberfläche vertheilt. Bei Perip. capensis hingegen scheint wenigstens ein Theil der Stigmata eine bestimmte Anordnung zu zeigen indem jederseits auf der Rücken- und auf der Bauchseite eine doppelte Längsreihe von Stigmata vorhanden ist. Die Zahl der Stigmata in einer Längsreihe ist aber beträchtlich grösser als die der Beinpaare.

Schenkeldrüsen (Coxaldrüsen) und Schleimdrüsen. Bei Peripatus capensis finden sich in beiden Geschlechtern paarige Drüsen, welche auf der Unterseite der Extremitäten ausmünden und nur am ersten Rumpffusspaar fehlen. Jede solche Coxaldrüse besteht aus einem in der seitlichen Abtheilung der Leibeshöhle liegenden Sack und einem Ausführungsgang. Die Coxaldrüsen des letzten Fusspaares sind beim Männchen ausserordentlich verlängert und erstrecken sich weit nach vorn bis gegen die Körpermitte (Fig. 294 *c d*). Bei Peripatus Edwardsii kommen Schenkeldrüsen nur dem Männchen zu. Sie finden sich bei dieser Art nicht an allen Segmenten, sondern nur an einer Anzahl vor den Genitalsegmenten liegender Segmente. Auf jeden Fuss kommen eine, zwei oder drei Schenkeldrüsen.

Als specifisch umgeformte Schenkeldrüsen sind 2 mächtig entwickelte, büschelförmig verästelte Schleimdrüsen (Fig. 294 *s d*) zu betrachten, die in der Leibeshöhle von Peripatus weit nach hinten reichen und mit ihrem Ausführungsgang nach vorn ziehen, um an der Spitze der Oralpapillen auszumünden.

Werden die Thiere gereizt, so entleeren diese Drüsen mit Vehemenz ein aus einem Gewirre zäher Fäden bestehendes Secret.

Geschlechtsorgane. Die Geschlechter sind getrennt. Ich will den Bau der am besten bekannten Geschlechtsorgane von Peripatus Edwardsii schildern. Diejenigen anderer Arten scheinen in manchen Punkten abweichend gestaltet zu sein. 1. Weiblicher Geschlechtsapparat (Fig. 296). Dieser ist im Allgemeinen paarig. Doch sind die 2 Seitenhälften an 2 Stellen mit einander verbunden, nämlich erstens zwischen den Ovarien und den Uteri und zweitens am unpaaren nach aussen führenden Endabschnitt (Vagina). Die beiden Ovarien sind in eine gemeinsame bindegewebige Hülle eingebettet und durch ein aus 2 Muskeln bestehendes Ligament median am Pericardialseptum

Fig. 296. Fig. 297.

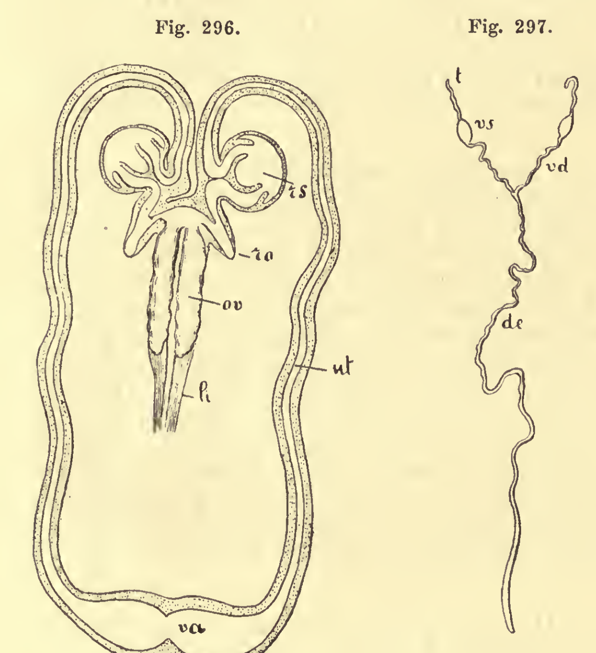


Fig. 296. **Weibliche Geschlechtsorgane eines ältern Embryo von Peripatus Edwardsii** (nach GAFFRON). *li* Ovarialligament, *ov* Ovarium, *ro* Trichtertheil des Receptaculum ovorum, *rs* Receptaculum seminis, *ut* Uterus, *va* Vagina.

Fig. 297. **Männlicher Geschlechtsapparat eines erwachsenen Peripatus Edwardsii**, ausgebreitet (nach GAFFRON). *t* Hode, *vs* Samenblase, *vd* Vas deferens, *de* Ductus ejaculatorius.

aufgehängt. Sie liegen im hinteren Theil der Leibeshöhle. Sie setzen sich in die beiden Uteri fort, die nahe den Ovarien durch einen unpaaren Theil verbunden, unter verschiedenartigen Windungen den Darm umgreifend, zuerst nach vorn, dann nach aussen und schliesslich nach hinten und medianwärts verlaufen, wo sie in die unpaare Vagina einmünden, deren äussere Oeffnung ventral zwischen dem vorletzten Beinpaare liegt. Jeder Uterus besitzt in seinem dem Ovarium zunächst gelegenen Theile zwei Anhänge, erstens ein Receptaculum seminis und zweitens ein Receptaculum ovorum. Das erstere ist eine Tasche, die vermittelst zweier sich an ihrer Mündung vereinigender Kanäle in den Uterus einmündet.

Diese eigenthümliche Verbindungsweise des Receptaculum seminis mit dem Uterus wird durch die Entwickelungsgeschichte aufgeklärt. Das Receptaculum ist anfänglich nur eine U-förmige Schlinge des Uterus. Die beiden Schenkel der Schlinge legen sich später aneinander (Fig. 296, *rs*), verschmelzen an ihrem Ende mit einander und öffnen

sich in einander, indem die Scheidewand schwindet. So werden die Schenkel zu den zwei Verbindungskanälen, so wird das Uebergangsstück (der Bogen des U) zu der Tasche des Receptaculum seminis. Das Receptaculum ovorum, das in denjenigen Uterustheil einmündet, welcher zwischen Ovarium und Receptaculum seminis liegt, besteht aus einem Trichter, welcher an seinem Rande in einen blind geschlossenen, bindegewebigen, von befruchteten Eiern erfüllten Sack übergeht.

Peripatus ist lebendig gebährend. Die Eier entwickeln sich im Uterus, in welchem man alle Entwickelungstadien antrifft, die jüngsten zunächst dem Ovarium, die ältesten Embryonen zunächst der Vagina. Die jüngeren Embryonen sind in eigenthümlicher Weise mit der Uteruswand verbunden, bei den älteren ist diese placentaartige Verbindung aufgehoben, dagegen liegen sie in einem geschlossenen, von Uterusepithel gebildeten Sack. Die Lage der Embryonen im Uterus wird an demselben auch äusserlich durch Einschnürungen gekennzeichnet. Da die Embryonen sich im Uterus nicht verschieben können, so wird durch Wachsthum desselben an der dem Receptaculum seminis zunächst gelegenen Stelle immer neuer Raum für sich an seiner Wand festheftende Embryonen gebildet, während jeweilen die letzte Kammer des Uterus verkürzt und rückgebildet wird, nachdem der in ihr enthaltene Embryo in die Vagina übergetreten ist. Bei der wahrscheinlich nur einmaligen Begattung gelangt der Samen in das Receptaculum seminis. Die aus dem Ovarium in das Receptaculum ovorum gelangten Eier treten von da in den Uterus über.

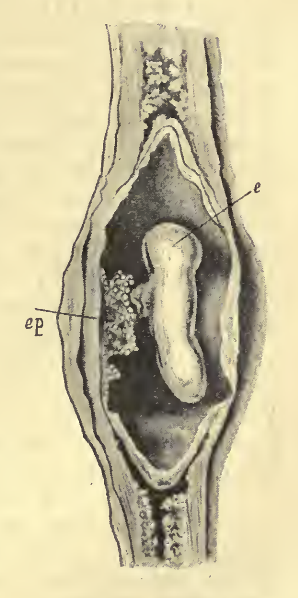


Fig. 298. **Stück eines Uterus von Peripatus Edwardsii**, der Länge nach durchschnitten, um eine Bruthöhle und den in ihr enthaltenen **Embryo** (*e*) mit seiner **Placenta** (*ep*) zu zeigen. (Nach v. Kennel.)

Bei anderen Peripatusarten kann das Receptaculum seminis oder das Receptaculum ovorum fehlen, und es setzen sich die von Haus aus mit mehr Nahrungsdotter ausgestatteten Embryonen nicht an der Uteruswand fest.

2. Männlicher Geschlechtsapparat (Fig. 297). Er ist mit Ausnahme des Endabschnittes, der an derselben Stelle, wie beim Weibchen die Vagina, nach aussen mündet, paarig. Jeder der beiden schlauchförmigen Hoden setzt sich durch ein kurzes, sich trichterförmig in ihn öffnendes Vas efferens in eine Samenblase fort. Aus dieser selbst entspringt wieder ein feines, knäuelartig verschlungenes Vas deferens, das mit seinem Gefährten vereinigt in den langen, geschlungenen Endabschnitt, den schlauchförmigen Ductus ejaculatorius, einmündet. Im proximalen Theile dieses letzteren wird um die enthaltene Spermatozoenmasse eine complicirt gebaute Hülle ausgeschieden, ein Spermatophor gebildet.

Ontogenie. Die Entwickelung von Peripatus Edwardsii complicirt sich erstens dadurch, dass die Embryonen sich an die Uteruswand festsetzen, welche beträchtliche Veränderungen erleidet und um jeden Embryo herum eine geschlossene Brutkammer bildet (Fig. 298). Es kommt

bei jedem Embryo zur Bildung eines Nabelstranges und einer Placenta, welche zur Ernährung des Embryo dienen, welcher am Nabelstrang frei in die Brutkammer hineinragt. Die vom Nabelstrang, einem Fortsatz der Rückseite des späteren Kopfes des Embryo, abgewendete Seite des letzteren wird zur Bauchseite. Um den Embryo herum wird eine von diesem selbst gelieferte, als Amnion bezeichnete Hülle gebildet, welche sich an die innere Oberfläche des Uterus anlegt. Mit zunehmendem Alter krümmt sich der Embryo innerhalb der Bruthöhle sehr stark. Sein Rumpf ist schliesslich eingerollt.

Bei Peripatus entwickeln und differenziren sich alle metamer oder segmental sich wiederholenden Körpertheile: Mesodermsegmente, Extremitäten, Nephridien, Nervensystem, Coxaldrüsen u. s. w., in der für die gegliederten Thiere im Allgemeinen charakteristischen Weise fortschreitend in der Richtung von vorn nach hinten.

Das Mesoderm differenzirt sich aus zwei ventralen, symmetrischen Mesodermstreifen, welche sich hinten in einer medianen Zone (am Rande des Blastoporus) vereinigen, in welcher sich während der ganzen Embryonalentwickelung ein lebhafter Wucherungsprocess abspielt. Ausserdem vermehrt sich das Zellmaterial der beiden Mesodermstreifen selbst durch fortgesetzte Theilungssprocesse. Von vorn nach hinten fortschreitend treten in dem Mesodermstreifen segmentale Höhlungen auf und zerfällt der letztere in Mesodermsegmente oder Mesodermblasen mit anfänglich einschichtiger Wandung. Die weitere Differenzierung dieser Mesodermblasen geschieht so, dass jede in drei Räume zerfällt, von denen der eine zum Trichter des Nephridiums wird (Fig. 300 A—C), während die beiden anderen als besondere wohl umgrenzte Räume verschwinden und das Zellmaterial ihrer Wandungen die mesodermalen Organe (Endothel, Muskeln, Bindegewebe) des Rumpfes und der Extremitäten liefert. Die Extremitäten entstehen als Ausstülpungen der Leibeswand. Das erste auf die Antennen folgende Paar von Extremitätenanlagen wird zu den Kiefern, das 2. zu den Oralpapillen (Fig. 299). Die ihnen entsprechenden beiden Segmente verschmelzen mit dem primitiven Kopfsegment zu dem späteren secundären Kopf.

Pharynx und Oesophagus vorn und Enddarm hinten bilden sich als Stomodaeum und Proctodaeum durch Einstülpungen des Ectoderms, die sich später in den entodermalen Mitteldarm öffnen. Durch eine Umwallung des Mundfeldes entsteht die Mundhöhle, in welche die Kiefer hineineingelangen.

Während die Coxaldrüsen (incl. Schleimdrüsen) dadurch, dass sie ausschliesslich aus Einstülpungen des Ectoderms hervorgehen, sich als reine Hautdrüsen dokumentiren, entstehen die Nephridien und die ihnen homologen Speicheldrüsen, Geschlechtsgänge und Analdrüsen aus doppelten Anlagen. Der Trichter geht, wie schon erwähnt, aus einem Theil einer Mesodermblase hervor und setzt sich erst nachträglich mit einer ectodermalen Einstülpung in Verbindung, welche die Endblase und, wie es scheint, auch den ganzen

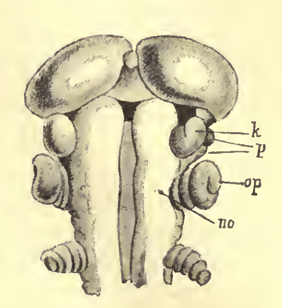


Fig. 299. **Embryo von Peripatus Edwardsii, mit beginnender Umwachsung der Kiefer.** Vorderes Körperende von der Bauchseite (nach v. Kennel). *k* Kiefer, *p* Papillen, welche seitlich die Kiefer umfassen, *op* Oralpapillen, *no* Oeffnung des Nephridiums des Oralpapillensegmentes.

Nephridialgang liefert, mag derselbe noch so lang und geschlungen sein. Die Speicheldrüsen fungiren noch beim jungen ausgeschlüpften Thiere als Nephridien und besitzen dann noch einen gegen die Leibeshöhle zu offenen Trichter, der sich später schliesst, aber noch beim erwachsenen Thier als Anhangsblase

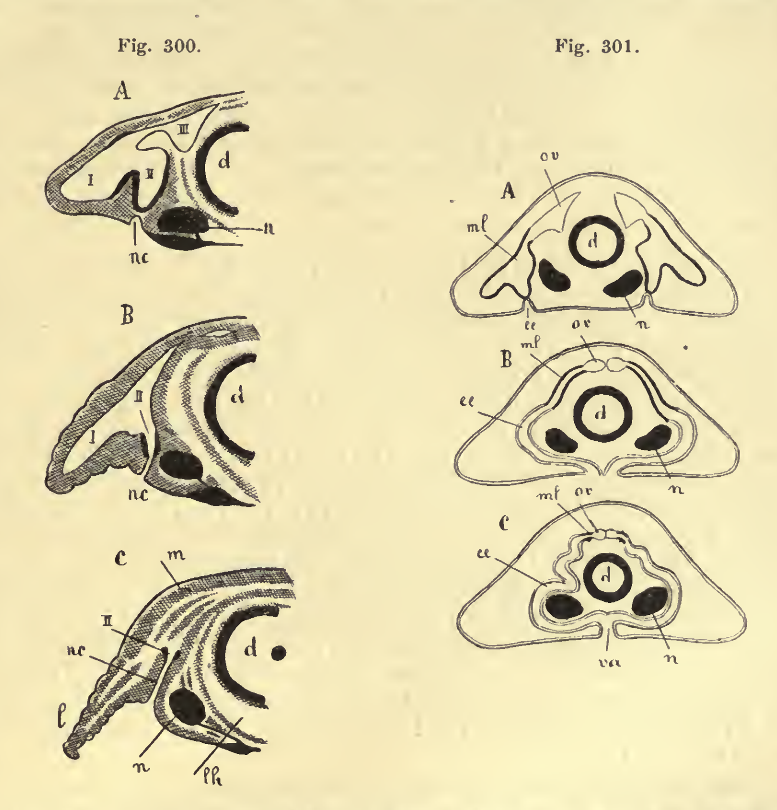


Fig. 300. ***A, B, C*** **Schemata zur Erläuterung der Entwickelung der Nephridien von Peripatus Edwardsii** (nach v. Kennel). Nur die eine Körperseite ist im Querschnitt dargestellt. *I, II, III* die 3 Abtheilungen, in welche jede Mesodermblase jederseits zerfällt, und von welchen *II* die Anlage des Trichters bildet. Bei ***A*** ist die Anlage des Nephridialkanales (*nc*) als Einstülpung des Ectoderms aufgetreten, bei ***B*** hat sie sich mit der Trichteranlage (*II*) vereinigt. *m* Mesoderm, *lh* Leibeshöhle, *n* Längsstämme des Nervensystems, *d* Darm.

Fig. 301. ***A, B, C*** **Schematische Darstellung der Entwickelung des weiblichen Geschlechtsapparates von Peripatus Edwardsii**, auf Querschnitten des Körpers (nach v. Kennel). *ov* Ovarium, aus dem medianen Theil der Mesodermblase hervorgehend; *ml* dem Trichter der Nephridien entsprechender Theil des weiblichen Geschlechtsapparates, aus welchem vornehmlich das Receptaculum ovorum und das Verbindungsstück der Uteri mit den Ovarien hervorgeht; *ee* paarige Ectodermeinstülpung, welche zum Uterus wird. Bei ***B*** haben sich beide Einstülpungen in der Mittellinie genähert, und bei ***C*** ist an dieser Stelle eine neue unpaare Ectodermeinstülpung (*va*) aufgetreten, welche die Anlage der Vagina darstellt. *d* Darm, *n* Längsstämme des Nervensystems.

fortbesteht. Ihr Nephridialgang wächst weit über den Trichter hinaus zur Bildung eines Blindschlauchs nach hinten. Ihre Mündungen nähern sich bei der Umwallung des Mundfeldes der Medianlinie und gelangen dabei an den Boden der Mundhöhle. Eine neue mediane Einstülpung der Haut

liefert sodann ihren unpaaren Ausführungsgang. Die Geschlechtsgänge stellen die Nephridien des vorletzten beintragenden Segmentes dar und entwickeln sich (Fig. 301) ganz wie diese. Anfänglich liegen ihre äusseren Mündungen von einander getrennt, seitlich. Später nähern sie sich der Mittellinie. Zu den dem Nephridialkanal der typischen Nephridien entsprechenden Uteri beim Weibchen, Vasa deferentia beim Männchen tritt eine neue mediane unpaare Einstülpung von aussen hinzu, aus welcher beim Männchen der Ductus ejaculatorius, beim Weibchen die Vagina hervorgeht.

Gehirn und Längsnervenstämme entstehen als paarige Verdickungen des Ectoderms, die sich von vorn nach hinten differenziren und vom Ectoderm loslösen. Die Ganglienanlagen des Kiefersegmentes verschmelzen später mit der Ganglienanlage des Kopfsegmentes zu dem Gehirn.

Systematische Stellung von Peripatus. Suchen wir das über Organisation und Entwickelung von Peripatus Gesagte von einem vergleichenden Gesichtspunkte aus zu verwerthen, so gelangen wir zu dem Resultate, dass Peripatus typische Annulatencharaktere mit typischen Arthroproden-, speciell Tracheatencharakteren vereinigt. Folgendes sind die Annulatencharaktere von Peripatus: 1) Segmental angeordnete Annulatennephridien vom Typus der bleibenden Rumpfnephridien dieser Würmer; 2) segmental angeordnete Coxaldrüsen, welche wohl zweifellos den Borstendrüsen der Chaetopoden homolog sind; 3) ein Hautmuskelschlauch, der in seinem speciellen Verhalten sich am meisten demjenigen der Hirudineen nähert. Weniger bedeutungsvoll ist die stummelförmige Gestalt der Extremitäten und der Bau des Auges. — Folgendes sind die Arthropoden- und speciell die Tracheatencharaktere von Peripatus: 1) die in Form von Tracheen entwickelten Athmungsorgane; 2) das mit vielen Ostienpaaren ausgestattete, in einem Pericardialsinus liegende Rückenherz und das lacunäre Circulationssystem; 3) die Umwandlung von Extremitäten zu Mundtheilen (Kiefer); 4) die specifische Form der Speicheldrüsen.

Das Nervensystem weicht in charakteristischer Weise von dem übereinstimmenden Nervensystem der Annulaten und Arthropoden ab, und zwar durch die seitliche Lage der ventralen Längsstämme, die geringe Ausbildung der Ganglien und die grosse Anzahl der Quercommissuren. Das Nervensystem von Peripatus ist ein Strickleiternervensystem, welches auffallende Aehnlichkeit mit demjenigen der Amphineuren, Placophoren und Zeugobranchiern unter den Mollusken und demjenigen gewisser Plathelminthen und Nemertinen zeigt. Es unterliegt indess keinem Zweifel, dass das Strickleiternervensystem von Peripatus dem Gehirn und Bauchmark der Annulaten und Arthropoden homolog ist. Seine specifisch abweichende Gestalt lässt sich in doppelter Weise auffassen: 1) Es ist das Strickleiternervensystem von Peripatus aus einem typischen Bauchmark durch Auseinanderweichen seiner symmetrischen Hälften und Vermehrung der Quercommissuren entstanden. 2) Das Strickleiternervensystem von Peripatus stellt dem Bauchmark der Annulaten gegenüber einen ursprünglichen Zustand dar. Letztere Auffassung erscheint uns plausibler, da wir der Ansicht huldigen, dass das Bauchmark der Annulaten selbst aus einem strickleiterförmigen Nervensystem durch Zusammenrücken der Längsstämme in der ventralen Mittellinie hervorgegangen ist. Peripatus wäre nach dieser Ansicht nur mit der typisch gegliederten Stammform der Annulaten

verwandt. Vielleicht ist die Thatsache nicht bedeutungslos, dass auch die Phyllopoden (die man unter allen lebenden Crustaceen für der Stammform dieser Klasse am nächsten stehend hält) ein strickleiterförmiges Nervensystem besitzen. Was die zahlreichen Quercommissuren anbetrifft, von denen viele auf ein Segment kommen, so dürfte dieses Verhalten indessen ein secundäres sein. Mehr als eine Quercommissur finden wir auch bei einigen Annulaten (hier wahrscheinlich auch als secundäres Verhalten) und wiederum bei Phyllopoden.

Die Tracheen von Peripatus sind möglicherweise als durch Anpassung an das Landleben umgewandelte Hautdrüsen zu betrachten, jenen oft ausserordentlich langen, meist einzelligen Hautdrüsen ähnlich, welche bei gewissen Hirudineen und vielen Turbellarien sich weit im Körperparenchym ausbreiten.

Von der grössten vergleichend-anatomischen Bedeutung ist der Nachweis, dass die Speicheldrüsen und Geschlechtsgänge umgewandelte Nephridien sind, und zwar mit Hinblick auf die morphologische Auffassung der nämlichen Organe bei den Tracheaten. Ebenso wichtig ist ferner die ziemlich sicher nachgewiesene Homologie der Schleimdrüsen und Coxaldrüsen von Peripatus und die Homologie dieser Hautdrüsen mit den Borstendrüsen der Annulaten, und zwar mit Hinblick auf ähnliche Drüsen bei Tracheaten.

Dass die Antennen, Kiefer und Oralpapillen von Peripatus den Antennen, Mandibeln und einem Maxillenpaar der Tracheaten entsprechen, lässt sich nicht sicher nachweisen.

Einzige Gattung: Peripatus. Lichtscheue Thiere, die sich am Lande an feuchten Orten, unter der Rinde alter Bäume, unter Steinen u. s. w. aufhalten. P. capensis. An den waldigen Abhängen des Tafelgebirges, Cap der guten Hoffnung. P. Edwardsii. Venezuela, verwandte Arten von Trinidad. P. Novae-Zealandiae.

Litteratur.

H. N. Moseley. *On the structure and development of Peripatus capensis, in: Philos. Transactions. vol CLXIV.* 1874 *und in: Proceed. Royal Society. No.* 153. 22. *Bd.* 1874.

F. M. Balfour. *The anatomy and Development of Peripatus capensis. Quart. Journ. Microsc. Science.* 23. *Band.* 1883.

J. Kennel. *Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwardsii und P. torquatus. I u. II, in: Arbeiten zool. Inst. Würzburg.* 7. *und* 8. *Band.* 1885 *u.* 1886.

E. Gaffron. *Beiträge zur Anatomie und Histologie von Peripatus, in: Zool. Beiträge von Schneider.* 1. *Band.* 1883. 1885.

A. Sedgwick. *A monograph of the development of Peripatus capensis, in: Studies from the Morphological Laboratory in the University of Cambridge. vol. IV. London* 1888. *Auch im Quart. Journal of Microsc. Science.*

In diesen Abhandlungen auch die übrige Litteratur.

II. Klasse. **Antennata.**

Systematische Uebersicht.

I. Unterklasse. **Myriapoda. Tausendfüssler.**

Gleichmässig (homonom) gegliederte Antennaten mit meist zahlreichen Rumpfsegmenten, welche alle mit Ausnahme des letzten mit Füssen ausgestattet sind. Ohne zusammengesetzte Augen. Mit zahlreichen Ocellen.

I. Ordnung. Symphyla.

Mit nicht mehr als 12 beintragenden Rumpfsegmenten. Ein Paar verästelte Tracheen, deren Stigmen am Kopfe liegen. Unpaare Geschlechtsöffnung am 4. Segment. Scolopendrella (Fig. 302, pag. 458).

II. Ordnung. Chilopoda.

Körper dorsoventral mehr oder weniger abgeplattet. Jeder Leibesring trägt nur ein Gliedmaassenpaar und entspricht einem Segmente. Die beiden Maxillenpaare gesondert. Das erste Rumpffusspaar als Kieferfuss an den Kopf gerückt mit Giftdrüse, welche an der Endklaue ausmündet. Unpaare Geschlechtsöffnung am vorletzten Körpersegment. Fam. Scutigeridae. Mit zusammengesetzten Augen. Rumpf besteht aus 15 beintragenden Segmenten. Scutigera. Fam. Lithobiidae. Rumpf besteht aus 15 beintragenden Segmenten. Keine zusammengesetzten Augen, sondern Ocellen. Lithobius (Fig. 324, pag. 478), Henicops. Fam. Scolopendridae. Mit 21 oder 23 beintragenden Rumpfsegmenten (das Kieferfusssegment nicht mitgerechnet). Körper langgestreckt. Scolopendra, Cryptops. Fam. Geophilidae. Körper sehr lang, mit 31—173 beintragenden Rumpfsegmenten. Geophilus, Himantarium.

III. Ordnung. Diplopoda (Chilognatha).

Körper meist gewölbt. Vom 5. Körpersegment an besitzt jeder Leibesring 2 Beinpaare, entspricht also einem Doppelsegment. Die beiden Maxillenpaare zu dem sogenannten Gnathochilarium verschmolzen. Ohne Kieferfüsse. Paarige Geschlechtsöffnung zwischen dem 2. und 3. Beinpaar. Die Beine des 7. Körperringes beim Männchen zu Copulationsorganen umgewandelt. Fam. Polyxenidae. 15 Fusspaare. Gnathochilarium rudimentär. Copulationsfüsse fehlen. Polyxenus. Fam. Glomeridae. 11—14 Rumpfringe. Glomeris. Fam. Polydesmidae. Ohne Augen. 19—20 Rumpfringe, 29—31 Fusspaare. Polydesmus, Brachydesmus. Fam. Chordeumidae. 30 Rumpfringe, 45—50 Fusspaare. Atractosoma, Craspedosoma, Chordeuma. Fam. Lysiopetalidae. Zahl der Ringe gross, unbestimmt. Lysiopetalum. Fam. Iulidae. 30—70 und mehr Ringe. Iulus. Fam. Polyzonidae. Gnathochilarium verkümmert. Zahl der Ringe inconstant 30—100 und mehr. Polyzonium.

IV. Ordnung. Pauropoda.

Fühler mit mehreren Geisseln. Nur ein Paar schwach entwickelter Maxillen. 10 Rumpfsegmente. 9 Beinpaare. Tracheen bis jetzt nicht aufgefunden. Geschlechtsöffnungen an der Basis des zweiten Beinpaares. Pauropus.

II. Unterklasse. Hexapoda. Insecta.

Ungleichmässig (heteronom) gegliederte Antennaten mit annähernd constanter Segmentzahl. Der Körperstamm zerfällt in Kopf, dreigliedrige Brust und zehngliedrigen Hinterleib. Jedes der drei Brustsegmente mit einem Fusspaar. Abdomen fusslos. Zusammengesetzte Augen fast immer vorhanden, daneben Ocellen. Mündung der Geschlechtsorgane immer am Ende des Hinterleibs.

I. Legion. Apterygota.

Ohne Flügel. Wenigstens bei den Thysanuren mit Rudimenten von Abdominalgliedmaassen. Ohne Metamorphose.

I. Ordnung. Thysanura.

Mit 10 Abdominalsegmenten und 2—3 gegliederten borstenförmigen Anhängen (Cerci) am Analsegment. Zusammengesetzte Augen und Ocellen können vorhanden sein oder fehlen. Machilis, Lepisma, Nicoletia, Campodea (Fig. 303, pag. 458), Iapyx.

II. Ordnung. Collembola. Springschwänze.

Mit 6 oder weniger Abdominalsegmenten. Fast immer eine Springgabel am Ende des Hinterleibs. Ohne zusammengesetzte Augen. Bisweilen mit Ocellen. Smynthurus, Podura, Isotoma, Macrotoma.

II. Legion. Pterygota.

Mit je einem Paar Flügel am 2. und 3. Thoracalsegment. Doch kommen ungeflügelte Formen vor, die aber von geflügelten Vorfahren abzuleiten sind.

I. Ordnung. Dermaptera (Forficulidae). Ohrwürmer.

Insekten mit allmählicher Verwandlung und mit beissenden Mundtheilen. Letztes Abdominalsegment mit ungegliederten Anhängen (Cerci), welche eine Zange bilden. Vorderflügel kurz, zu hornigen Flügeldecken umgewandelt. Hinterflügel gross, zarthäutig, fächerförmig, der Länge und Quere nach faltbar. Geschlechtsöffnungen getrennt oder einseitig rudimentär. Forficula, Labidura.

II. Ordnung. Orthoptera. Geradflügler.

Insekten mit allmählicher Verwandlung, mit beissenden Mundtheilen, mit 2 häutigen oder pergamentartigen, bisweilen fehlenden Flügelpaaren. Vorderflügel meist kürzer und fester chitinisirt als die Hinterflügel. Verschieden gestaltete Cerci am Hinterleib. Geschlechtsöffnung unpaar. Embidae, Blattidae (Schaben: Periplaneta, Blatta), Mantidae (Mantis, Gottesanbeterin), Phasmidae (Gespenstheuschrecken: Bacillus, Phasma, Phyllium), Saltatoria mit den Familien der Acridiidae (Feldheuschrecken: Acridium, Oedipoda, Mecostethus, Stenobothrus, Tettix u. s. w.), der Locustidae (Laubheuschrecken: Locusta, Thamnotrizon, Platycleis, Decticus) und der Gryllidae (Grabheuschrecken: Gryllus, Gryllotalpa, Myrmecophila).

III. Ordnung. Ephemeridea. Eintagsfliegen.

Insekten mit unvollkommener Verwandlung. Mundtheile ziemlich verkümmert, nach dem Typus der beissenden gebaut. Hinterflügel klein oder

fehlend, Vorderflügel gross, Flügel zarthäutig. Hinterleib mit 3 (selten 2) langen Cercis. Paarige, getrennt ausmündende Geschlechtsgänge. Larven apneustisch, thysanurenähnlich, mit Tracheenkiemen, mit beissenden Mundtheilen, leben im Wasser. Ephemera, Palingenia, Chloë.

IV. Ordnung. Odonata (Libellulidae). Wasserjungfern.

Insekten mit unvollkommener Verwandlung, mit beissenden Mundtheilen. Hinterleib mit 2 ungegliederten Analgriffeln. Beide Flügelpaare gross, reich netzartig geadert, glasartig. Beine am Thorax nach vorn gerückt. Larven im Wasser, mit verschiedenartigen Tracheenkiemen, apneustisch. Libellula, Aeschna, Calopteryx, Agrion u. s. w.

V. Ordnung. Plecoptera (Perlariae). Afterfrühlingsfliegen.

Insekten mit unvollkommener oder mit allmählicher Verwandlung, mit beissenden Mundtheilen. Hinterleib meist mit 2 langen Cercis. Beide Flügelpaare gross, weitmaschig geadert, das hintere Paar oft breiter als das vordere und theilweise faltbar. Larven thysanurenähnlich, mit Tracheenkiemen, apneustisch, leben im Wasser. Die Tracheenkiemen persistiren oft bei der Imago. Perla (Fig. 318, pag. 469), Nemura.

VI. Ordnung. Corrodentia.

Insekten ohne oder mit allmählicher Verwandlung, mit beissenden Mundtheilen. Flügel fehlen oft. Bei den Termiten sind sie zarthäutig und bei den Geschlechtsthieren hinfällig. Den Arbeitern fehlen sie. Einzelne Psociden und die Mallophagen sind flügellos. Den Mallophagen fehlen die zusammengesetzten Augen. Die Flügel der beflügelten Psociden sind glasig, grosszellig geadert, denen der Hymenopteren ähnlich. Jugendformen thysanurenähnlich. Termitidae (weisse Ameisen, staatenbildend: Termes, Calotermes), Psocidae (Holzläuse, Troctes, Bücherlaus, Psocus), Mallophaga (Pelzfresser, Parasiten: Trichodectes, Philopterus, Liotheum).

VII. Ordnung. Thysanoptera sive Physopoda. Blasenfüsse.

Insekten mit allmählicher Verwandlung, die Larvenformen der Imago sehr ähnlich. Das letzte Larvenstadium nimmt keine Nahrung zu sich. Mundtheile saugend. Die Klauen der kurzen Füsse mit dem Haftlappen des Tarsus zu einem ausstülpbaren Blasenapparat verwandelt. Flügel sehr schmal, mit reducirtem Adersystem, mit lang gefranstem Rande, oft fehlend oder rudimentär. Nur 3 oder 4 Stigmenpaare, wovon 1 oder 2 am Thorax, eins am 1. und eins am 8. Hinterleibsring. Nervensystem concentrirt. Thrips.

VIII. Ordnung. Rhynchota. Schnabelkerfe.

Insekten mit allmählicher Verwandlung (bei den Männchen der Cocciden vollkommene Verwandlung). Mundtheile bilden einen zum Stechen und Saugen eingerichteten Schnabel. Zusammengesetzte Augen fehlen den parasitischen Rhynchoten.

1. Unterordnung. Phytophthires. Pflanzenläuse.

Mit 2 häutigen Flügelpaaren, die bei den Weibchen meist fehlen. Die Cocciden haben nur Vorderflügel, indem die Hinterflügel zu Halteren umgewandelt sind. Fam. Psyllidae (Blattflöhe, 2 Flügelpaare, Vorderflügel pergamentartig: Psylla, Livia), Fam. Aphidae (Blattläuse, 2 häutige,

beim Weibchen meist fehlende Flügelpaare: Aphis, Chermes, Schizoneura, Phylloxera), Fam. Coccidae (Schildläuse: Coccus, Lecanium, Aspidiotus).

2. Unterordnung. Pediculidae (Aptera). Läuse.

Ohne Facettenaugen und ohne Flügel. Pediculus, Haematopinus, Phthirius.

3. Unterordnung. Heteroptera (Hemiptera). Wanzen.

4 Flügel (selten fehlend). Die vordern hornige Flügeldecken, jedoch an der Spitze häutig. Hinterflügel häutig. Geocores (Landwanzen: Hydrometra, Halobates, Pentatoma, Coreus, Corizus, Alydus, Pyrrhocoris, Lygaeus, Miris, Capsus, Acanthia [Bettwanze], Reduviis u. s. w.). Hydrocores (Wasserwanzen: Nepa, Ranatra, Naucoris, Corixa, Notonecta u. s. w.).

4. Unterordnung. Homoptera. Zirpen.

Vorder- und Hinterflügel gleichgestaltet, häutig, doch sind die Vorderflügel immer etwas härter. Cicada, Fulgora, Pseudophana, Centrotus, Aphrophora, Tettigonia, Ledra u. s. w.

IX. Ordnung. Neuroptera. Netzflügler.

Insekten mit vollkommener Verwandlung und beissenden Mundtheilen. 2 Paar häutige, dicht netzförmig geaderte, glasige Flügel. Fam. Megaloptera: Myrmeleon, Mantispa, Hemerobius, Chrysopa. Fam. Sialidae. Larven meist im Wasser, mit Tracheenkiemen. Sialis, Corydalis, Raphidia.

X. Ordnung. Panorpata. Schnabelfliegen.

Insekten mit vollkommener Verwandlung und beissenden Mundtheilen. 2 Paar häutige, schmale, weitmaschig geaderte Flügel. Larven raupenförmig. Panorpa, Bittacus, Boreus (Flügel rudimentär).

XI. Ordnung. Trichoptera (Phryganidae). Frühlingsfliegen.

Insekten mit vollkommener Verwandlung. Mandibeln rudimentär. Maxillen bilden einen häutigen, stumpfen Rüssel. Körper meist behaart, seltener beschuppt. Hinterflügel gewöhnlich grösser als die Vorderflügel, fächerartig faltbar. Die engerlingartigen Larven leben in Wohnröhren oder Futteralen meist im Wasser, besitzen dann Tracheenkiemen und sind apneustisch. Phryganea, Limnophilus, Halesus, Hydropsyche, Mystacides u. s. w.

XII. Ordnung. Siphonaptera sive Aphaniptera. Flöhe.

Insekten mit vollkommener Verwandlung, mit saugenden und stechenden Mundtheilen. Keine Flügel. Keine Facettenaugen. Parasiten. Pulex, Sarcopsylla, Ceratopsyllus.

XIII. Ordnung. Coleoptera. Käfer.

Insekten mit vollkommener Metamorphose und beissenden Mundtheilen. Vorderflügel als Flügeldecken hornig. Hinterflügel häutig, der Quere und Länge nach faltbar, ausschliesslich zum Fluge dienend. Larven verschieden gestaltet, oft thysanurenähnlich und bisweilen engerlingartig, selten fusslos (Curculionidae), mit beissenden Mundtheilen. Mehrere 1000 Gattungen mit über 80 000 Arten.

1. Unterordnung. Cryptotetramera.

Die Tarsen sind viergliedrig mit einem rudimentären Glied. Fam. Coccinellidae, Endomychidae.

2. Unterordnung. Cryptopentamera.

Tarsen fünfgliedrig, mit einem verkümmerten und versteckten Glied. Fam. Chrysomelidae, Cerambycidae, Curculionidae, Bostrychidae u. s. w.

3. Unterordnung. Heteromera.

Die Tarsen der beiden vordern Beinpaare fünfgliedrig, diejenigen der hintern viergliedrig. Fam. Meloidae (Cantharidae), Rhipiphoridae, Tenebrionidae, Oedemeridae, Cistelidae u. s. w.

4. Unterordnung. Pentamera.

Tarsen in der Regel an allen Beinen fünfgliedrig. Fam. Xylophaga, Malacodermata, Elateridae, Buprestidae, Lamellicornia, Silphidae, Pselaphidae, Staphylinidae, Hydrophilidae, Dytiscidae, Carabidae, Cicindelidae u. s. w.

XIV. Ordnung. Lepidoptera. Schmetterlinge.

Insekten mit vollkommener Verwandlung und saugenden, einen meist einrollbaren Rüssel bildenden Mundtheilen. Körper mit Schuppen bedeckt. Beide Flügelpaare gleichartig, häutig, mit Schuppen bedeckt, selten faltbar. Hinterflügel gewöhnlich etwas kleiner als die Vorderflügel. Larven raupenförmig, mit Afterfüssen, mit beissenden Mundtheilen, selten (Micropteryx) fusslos.

1. Unterordnung. Microlepidoptera. Kleinschmetterlinge.

Fam. Pterophoridae, Tineidae, Pyralidae, Tortricidae.

2. Unterordnung. Geometrina. Spanner.

Fam. Phytometridae, Dendrometridae.

3. Unterordnung. Noctuina. Eulen.

Fam. Ophiusidae, Plusiadae, Agrotidae, Cuculliadae, Acronyctidae u. s. w.

4. Unterordnung. Bombycina. Spinner.

Fam. Bombycidae, Saturnidae, Psychidae, Zygaenidae, Cossidae, Liparidae, Euprepiadae, Notodontidae.

5. Unterordnung. Sphingina. Schwärmer.

Fam. Sesiadae, Sphingidae.

6. Unterordnung. Rhopalocera. Tagfalter.

Fam. Hesperidae, Lycaenidae, Satyridae, Nymphalidae, Heliconiidae, Equitidae.

XV. Ordnung. Hymenoptera. Hautflügler.

Insekten mit vollkommener Verwandlung, mit zum Beissen eingerichteten Mandibeln und meist zum Saugen eingerichteten Maxillen. Gewöhnlich 4 häutige, durchsichtige, spärlich geaderte Flügel. Raupen verschiedenartig, mit Ausnahme der Blatt- und Holzwespen, welche raupenähnliche Larven besitzen, fusslos, also madenförmig.

1. Unterordnung. Terebrantia.

Weibchen mit Legebohrer oder Legeröhre. Fam. Tenthredinidae (Blattwespen), Uroceridae (Holzwespen), Cynipidae (Gallwespen). Die

Larven der Schlupfwespen: Pteromalidae, Braconidae, Ichneumonidae, Evaniadae schmarotzen meist in Larven anderer Insekten.

2. Unterordnung. Aculeata.

Weibchen mit Giftstachel und Giftdrüse. Fam.: Formicidae (Ameisen), Fossoria (Grabwespen), Vespidae (Faltenwespen), Apidae (Bienen).

XVI. Ordnung. Diptera. Zweiflügler.

Insekten mit vollkommener Verwandlung, mit saugenden und häufig noch dazu mit stechenden Mundtheilen. Vorderflügel häutig, durchsichtig. Hinterflügel zu Schwingkölbchen (Halteren) umgewandelt. Larven madenförmig (ohne Beine), mit oder ohne Kopf.

1. Unterordnung. Pupipara. Lausfliegen.

Lebendig gebärend. Die Larven kommen kurz vor ihrer Verpuppung zur Welt. Schmarotzer. Flügel häufig rudimentär. Melophagus, Braula, Nycteribia.

2. Unterordnung. Brachycera. Fliegen.

Fühler kurz, meist dreigliedrig. Zahlr. Familien: Muscidae, Conopidae, Oestridae, Syrphidae, Empidae, Asilidae, Bombyliidae, Therevidae, Tabanidae, Leptidae, Xylophagidae, Stratiomyidae.

3. Unterordnung. Nemocera (Tipularia). Mücken.

Fühler lang, mehrgliedrig, beim Männchen oft federbuschartig behaart. Fam.: Bibionidae, Fungicolae, Noctuiformes, Culiciformes, Culicidae, Gallicolae, Limnobiidae.

Von den vorstehend aufgezählten Ordnungen wird die der Dermaptera gewöhnlich als Familie zu den Orthopteren gestellt. Die Ephemeridea, Odonata, Plecoptera, Corrodentia und Thysanoptera werden häufig mit einander zu der Ordnung der Pseudoneuroptera vereinigt und die Panorpata den Neuropteren einverleibt.

I. Aeussere Organisation [1]).

A) Der Körperstamm.

Myriapoda.

Der Körperstamm besteht aus dem Kopf und einer grösseren Anzahl gleichartig ausgebildeter Rumpfsegmente, von denen die drei vorderen den drei Segmenten der Brust der Hexapoda (Insekten) entsprechen. Der Kopf ist jedenfalls ursprünglich aus mindestens 4 mit einander verschmolzenen Segmenten hervorgegangen. Symphyla. Der Rumpf dieser, der gemeinsamen Stammform der Myriapoden und

1) Es liegt auf der Hand, dass es sich hier bei der Darstellung der äusseren Organisation nur um die allgemeinsten Charaktere handeln kann. Für die speciellen, zoologisch in hohem Grade wichtigen Verhältnisse muss auf die systematischen Schriften über Entomologie verwiesen werden.

Hexapoden wahrscheinlich am nächsten stehenden Abtheilung (Gattung Scolopendrella) besteht aus 12 deutlichen beintragenden Segmenten und einem Analsegment mit zwei als Spinngriffeln bezeichneten Fortsätzen (Fig. 302). Vielleicht deuten zwei vor den Spinngriffeln liegende Tastapparate als umgewandelte Beine auf die Existenz eines rudimentären 13. praeanalen Segmentes hin. Die Gesammtzahl der Rumpfsegmente wäre demnach 13 oder 14 und würde ziemlich genau entsprechen der ursprünglichen Segmentzahl des Hexapodenrumpfes, an welchem 3 Segmente auf den Thorax und 10 (vielleicht 11) auf das Abdomen kommen. Die Pauropoden mit 10 Rumpfsegmenten (incl. Aftersegment) weisen eine geringere Segmentzahl auf. Bei den Chilopoden (Fig. 324, pag. 478) und Diplopoden ist die Zahl der Rumpfsegmente eine grössere, oft eine sehr beträchtliche (bei Himantarium bis 173). Es ist möglich, dass diese grosse Segmentzahl nicht eine ursprüngliche Eigenthümlichkeit der Chilopoden und Diplopoden, sondern eine secundär erworbene ist, ähnlich wie die grosse Segmentzahl bei den Schlangen. Bei den Diplopoden sind nur die 4 oder 5 vordersten Rumpfringe einfache Segmente, während jeder der darauf folgenden Rumpfringe ein Doppelsegment darstellt.

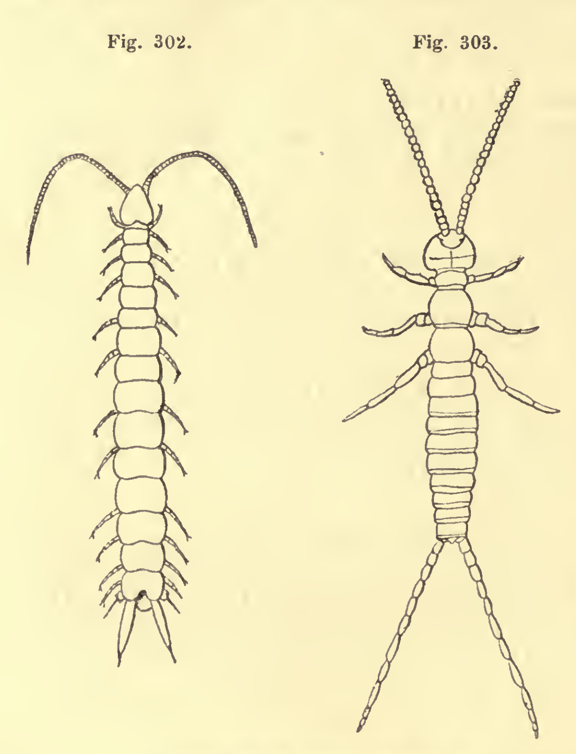


Fig. 302. **Scolopendrella immaculata** (nach LATZEL).

Fig. 303. **Campodea staphylinus**, ohne die Borsten und Haare (nach LUBBOCK).

Hexapoda.

Der Körperstamm der Hexapoden zerfällt typisch in 3 deutlich von einander abgesetzte Regionen: Kopf, Brust (Thorax) und Hinterleib (Abdomen). Der ungegliederte Kopf bestand ursprünglich wahrscheinlich aus 4 Segmenten. Die Brust ist aus 3 Segmenten: Prothorax, Mesothorax, Metathorax zusammengesetzt, welche den 3 vorderen Rumpfsegmenten der Myriapoden entsprechen. Die typische Segmentzahl des Hinterleibes ist 10 oder 11. Brust und Thorax bilden zusammen den Rumpf, welcher dem Rumpf der Symphylen vergleichbar ist. Unter den Apterygoten besitzen die Thysanura 10 Abdominalsegmente, die Collembola eine wechselnde Zahl, doch

stets weniger als 10. Bei den geflügelten Insekten (Pterygota) ist die Zahl der Abdominalsegmente bei den erwachsenen Thieren eine wechselnde, meist geringere als 10. Dieses Verhalten kommt erstens dadurch zu Stande, dass häufig die vorletzten Segmente, welche zu dem Genitalapparate in Beziehung stehen, verschmelzen, und zweitens dadurch, dass die vordersten Abdominalsegmente (gewöhnlich nur das erste) mit dem Thorax verschmelzen. Bei einigen Insekten (Macrolepidopteren, Dipteren und Rhynchoten) schliesst sich indess umgekehrt das letzte (dritte) Thoracalsegment enger an das Abdomen an.

B) Die Gliedmaassen (Extremitäten).

Die Gliedmaassen der Insekten bestehen aus einer einzigen Reihe von Gliedern. Wir unterscheiden die Gliedmaassen des Kopfes von denen des Rumpfes. Ursprünglich war sicher jedes Rumpfsegment (wie noch bei Peripatus und den Myriapoden) mit einem Paar Gliedmaassen ausgestattet. Bei den Hexapoden haben sich aber nur die Gliedmaassen der 3 vordersten Rumpfsegmente, d. h. die 3 Gliedmaassenpaare des Thorax erhalten.

I. Die Gliedmaassen des Kopfes.

Es finden sich typisch 4 Paar Kopfgliedmaassen, die man in der Reihenfolge von vorn nach hinten als Antennen (Fühler), Mandibeln, vordere und hintere Maxillen bezeichnet.

Vergleicht man diese Kopfgliedmaassen mit den analogen Gliedmaassen der Krebse, so sieht man, dass den Myriapoden und Insekten das zweite Antennenpaar fehlt.

Passenderweise theilt man die Kopfgliedmaassen selbst wieder in 2 Gruppen, von denen die eine durch das Fühlerpaar, die andere durch die Mundgliedmaassen oder Mundtheile (Mandibeln und Maxillen) gebildet wird.

Die Fühler (Antennen) der Myriapoden und Hexapoden sind stets in einem Paar vorhanden, praeoral, entspringen von der Stirn, sind lang und schlank, vielgliedrig, im Einzelnen ausserordentlich verschiedenartig gestaltet, sehr häufig bei beiden Geschlechtern verschieden. Sie sind Tastorgane und zugleich Träger der Spür- und Geruchsorgane und sie erhalten ihre Nerven vom Gehirn.

Die Mundgliedmaassen (Mundtheile) sind ausserordentlich verschiedenartig gestaltet, je nach den speciellen Funktionen, denen sie angepasst sind und die im Kauen, Zerreiben, Zerbeissen, Saugen und Stechen u. s. w. bestehen. Eine der schönsten Leistungen der vergleichend-anatomischen Forschung war die Zurückführung aller der so sehr verschiedenartig umgestalteten Mundtheile der verschiedenen Hexapodenordnungen auf 3 Mundgliedmaassenpaare: Mandibeln, vordere und hintere Maxillen. — Wir können nur die Hauptformen der Mundbewaffnung berücksichtigen. Zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung eignen sich am besten die Mundtheile der Orthopteren, weil sich hier die Zusammensetzung der Unterlippe (Labium) aus 2 seitlichen Gliedmaassen (hintere Maxillen) sehr schön nachweisen lässt. Der gesammte Apparat von Mundwerkzeugen (Fig. 304) besteht aus folgenden Theilen:

1. Die Oberlippe (Labrum *lbr*), ein unpaares Stück, welches die Mundöffnung von vorn und oben bedeckt und nichts mit Gliedmaassen zu thun hat.

2. Die Mandibeln (Oberkiefer *md*) bestehen jederseits aus einer kräftigen, aber ungegliederten Kauplatte mit gezähntem Kaurande.

3. Die vorderen Maxillen (Unterkiefer). Jede dieser beiden Maxillen besteht aus einem zweigliedrigen Basaltheil mx_1, welcher erstens einen fünfgliedrigen Taster *pm* (Palpus maxillaris) und zweitens zwei ungegliederte Kauladen, eine äussere *me* und eine innere *mi* (Mala externa und interna) trägt.

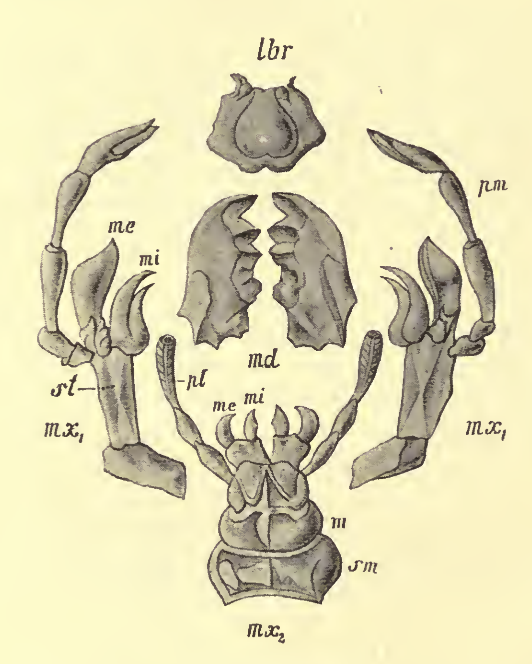


Fig. 304. **Mundtheile von Blatta (Orthoptera)** (nach SAVIGNY). *lbr* Labrum (Oberlippe), *md* Mandibel, mx_1 vorderes Maxillenpaar, mx_2 hinteres Maxillenpaar = Unterlippe (Labium), *st* Stipes (Stamm), *m* Mentum, *sm* Submentum, *mi* und *me* Mala interna und externa, innere und äussere Lade des 1. und 2. Maxillenpaares, *pm* Palpus maxillaris, Taster der vordern Maxillen, *pl* Palpus labialis, Taster der hintern Maxillen.

4. Die hinteren Maxillen bilden zusammen die Unterlippe (Labium mx_2). Jede hintere Maxille besteht aus denselben Theilen (Basaltheil, dreigliedriger Taster *pl*, äussere und innere Kaulade *me* und *mi*) wie die vorderen Maxillen, nur sind die beiden Basaltheile hinter und unter dem Munde in der Mittellinie verwachsen.

Diese Mundtheile sind zum Beissen und Kauen eingerichtet.

Ich will jetzt die wichtigsten Modificationen von dem beschriebenen Typus in systematischer Reihenfolge besprechen.

Myriapoda.

Symphyla. Mundtheile kauend. Oberlippe, Mandibeln und ein Maxillenpaar mit nur einer Kaulade und rudimentärem Taster. Aehnlich und ebenso schwach entwickelt sind die Mundtheile der Pauropoda. Die Mundtheile beider Gruppen bedürfen einer erneuten Untersuchung.

Chilopoda (Fig. 305). Die Mundwerkzeuge bestehen abgesehen von der Oberlippe und dem zur unteren Schlundwand gehörenden Hypopharynx

aus den typischen Theilen, Mandibeln, vorderen und hinteren Maxillen. Das vordere Maxillenpaar hat wohl entwickelte Kauladen, besitzt aber keine oder nur rudimentäre Taster. Am zweiten Maxillenpaar sind die Taster wohl entwickelt, aber es fehlen die Kauladen. Die Basaltheile derselben sind bald getrennt, bald verschmolzen.

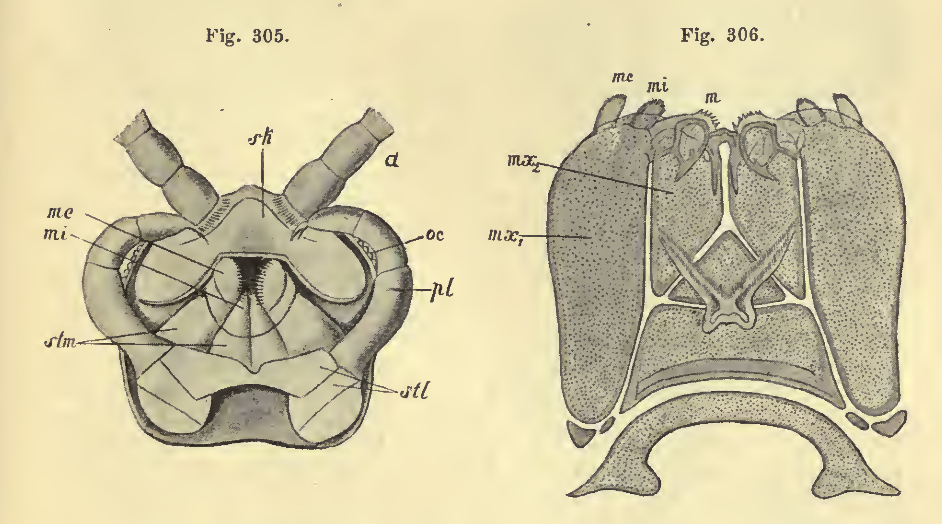


Fig. 305. **Lithobius validus.** Der Kopf von unten nach Entfernung des Kieferfusspaares (nach LATZEL). *a* Antennen, *sk* Stirntheil des Kopfschildes, *oc* gehäufte Ocellen, *pl* Taster der Unterlippe oder des 2. Maxillenpaares, *stl* Stämme desselben in der Mittellinie verschmolzen, *stm* Stämme des 1. Maxillenpaares, *me*, *mi* äussere und innere Lade desselben.

Fig. 306. **Das Gnathochilarium von Lysiopetalum carinatum (Diplopode)** (nach v. RATH). mx_1 Stamm der vordern, mx_2 der hintern Maxille (?), *me* und *mi* äussere und innere Kaulade der vordern Maxillen, *m* Kaulade der hintern Maxillen (Unterlippe).

Diplopoda. Hier sind die Verhältnisse der Mundwerkzeuge complicirt und lassen sich schwer deuten. Auf die kräftigen Oberkiefer folgt die Unterlippe (Gnathochilarium Fig. 306). Diese Unterlippe wird von einigen Forschern als nur aus einem Unterkieferpaare bestehend gedeutet. Andere deuten die in der Abbildung dargestellten Stücke so, dass die paarigen, je mit einer Kaulade ausgestatteten Hälften des Mittelstückes den Stammstücken hinterer Maxillen (Unterlippe), die beiden, je mit 2 Kauladen ausgestatteten Seitenstücke aber den Stammtheilen vorderer Maxillen entsprechen. Taster fehlen. Wenn auch diese letztere Auffassung, welche sich auf analoge Modifikationen der zwei Maxillenpaare bei gewissen Käferlarven (Elateriden) beruft, vergleichend-anatomisch mehr befriedigt, so ist sie doch bis jetzt nicht ganz sicher begründet. Die Entwickelungsgeschichte, soweit sie bis jetzt bekannt ist, scheint eher für die erste Auffassung zu sprechen, da die Mandibeln und das Gnathochilarium der Diplopoden aus den Anlagen von nur 2 Fusspaaren hervorgehen sollen. Eine Vergleichung der Mundgliedmaassen der Myriapoden auf neuer ontogenetischer Basis ist ein dringendes Bedürfniss.

Hexapoda.

Apterygota. Die Mundtheile der Apterygoten gehören zu der Kategorie der kauenden und stimmen in allen wesentlichen Punkten mit

den oben als typisch bezeichneten Mundtheilen der Orthopteren überein. Vor allem lässt sich auch bei den Apteren die Zusammensetzung der Unterlippe aus zwei Maxillen deutlich nachweisen. Beide Maxillenpaare besitzen wohl entwickelte Taster.

Pterygota. Die Mundtheile der Orthopteren wurden oben geschildert. Ich will jetzt die stark abweichenden Mundtheile anderer Insektenordnungen behandeln. Zum Verständniss der Mundtheile der Schmetterlinge (Lepidoptera Fig. 308) gelangen wir durch die Kenntniss der Mundtheile einer kleinen Familie der Microlepidoptera, der Micropteryginen. Hier finden wir noch die typischen Mundtheile: 1. kaufähige, bezahnte Mandibeln, 2. vordere Maxillen mit getrennten Basaltheilen, mit 6-gliedrigem Palpus und zwei getrennten Kauladen und 3. eine Unterlippe (hintere Maxillen), deren Basalstücke zwar miteinander zu einem gemeinsamen Stück verschmolzen sind, aber noch deutlich gesonderte Palpen (3-gliedrig) und Kauladen tragen. Die beiden Innenladen sind mit einander zu einem kurzen Röhrchen verwachsen. Bei den übrigen Microlepidopteren verlieren die Mandibeln ihre Zähne und werden rudimentär. An den vorderen Maxillen findet sich nur eine Lade. Indem die Laden beider Maxillen sich aneinanderlegen, bilden sie schon einen leicht rollbaren Saugrüssel. Bei den Macrolepidopteren sind die Mandibeln ganz verschwunden, dagegen ist der aus den beiden Laden der vorderen Maxillen gebildete Saugrüssel sehr stark entwickelt und einrollbar. Kiefer- und Lippentaster bleiben fast immer erhalten, erstere meist in sehr reducirtem Zustande (eingliedrig bei den Schwärmern und meisten Tagfaltern). Bei einigen Tagfaltern sind indessen die Maxillartaster ganz verschwunden.

Eine analoge Reihe wie bei den Lepidopteren lässt sich bei den Hymenopteren nachweisen. Am Ausgangspunkt der Reihe stehen die Blattwespen (Tenthredinidae), deren Mundtheile eine grosse Uebereinstimmung mit denen der Micropteryginen zeigen. Ausser den auch bei den übrigen Hymenopteren beissfähigen Mandibeln finden wir vordere Maxillen, an denen Basaltheil, 6-gliedrige Palpen und zwei Maxillarladen deutlich gesondert sind. An den hinteren Maxillen (Unterlippe) sind die Basaltheile verschmolzen, die beiden Taster (4-gliedrig) gut erhalten, die äussern Kauladen gesondert, die beiden innern zu einem Röhrchen verschmolzen. Während nun bei den übrigen Hymenopteren (Fig. 310) die Mandibeln sich stets kau- oder beissfähig erhalten, werden die Maxillen zu saugenden oder leckenden Mundtheilen. An den vorderen Maxillen verkümmert der Taster, die Basaltheile strecken sich, die Kauladen verwachsen jederseits zu einem langgestreckten Stück (*mm*). Auch an der Unterlippe verlängert sich der Basaltheil, der Taster bleibt wohl entwickelt, schlank, 2—4-gliedrig, die innern Laden bilden zusammen die langgestreckte Zunge, die äussern Laden einen kleinen, als Nebenzunge (Paraglossa) bezeichneten Seitenanhang derselben.

Die Mundtheile der Diptera (Fig. 311) sind zum Stechen und Saugen eingerichtet und bilden zusammen einen eigenthümlichen Rüssel. Die borstenförmigen Mandibeln fehlen bei den Männchen und bisweilen auch bei beiden Geschlechtern als gesonderte Stücke und sind dann wohl mit der Oberlippe verschmolzen. Der Rüssel wird gebildet von drei stark verlängerten Haupttheilen, erstens der Oberlippe, zweitens dem Basaltheil der Unterlippe, an deren Ende zwei Lippen (Labellen) die umgewandelten Taster darstellen, und drittens einer als Stechborste entwickelten Verlängerung der unteren Schlundwand (Hypopharynx), an deren Spitze die Speichelgefässe

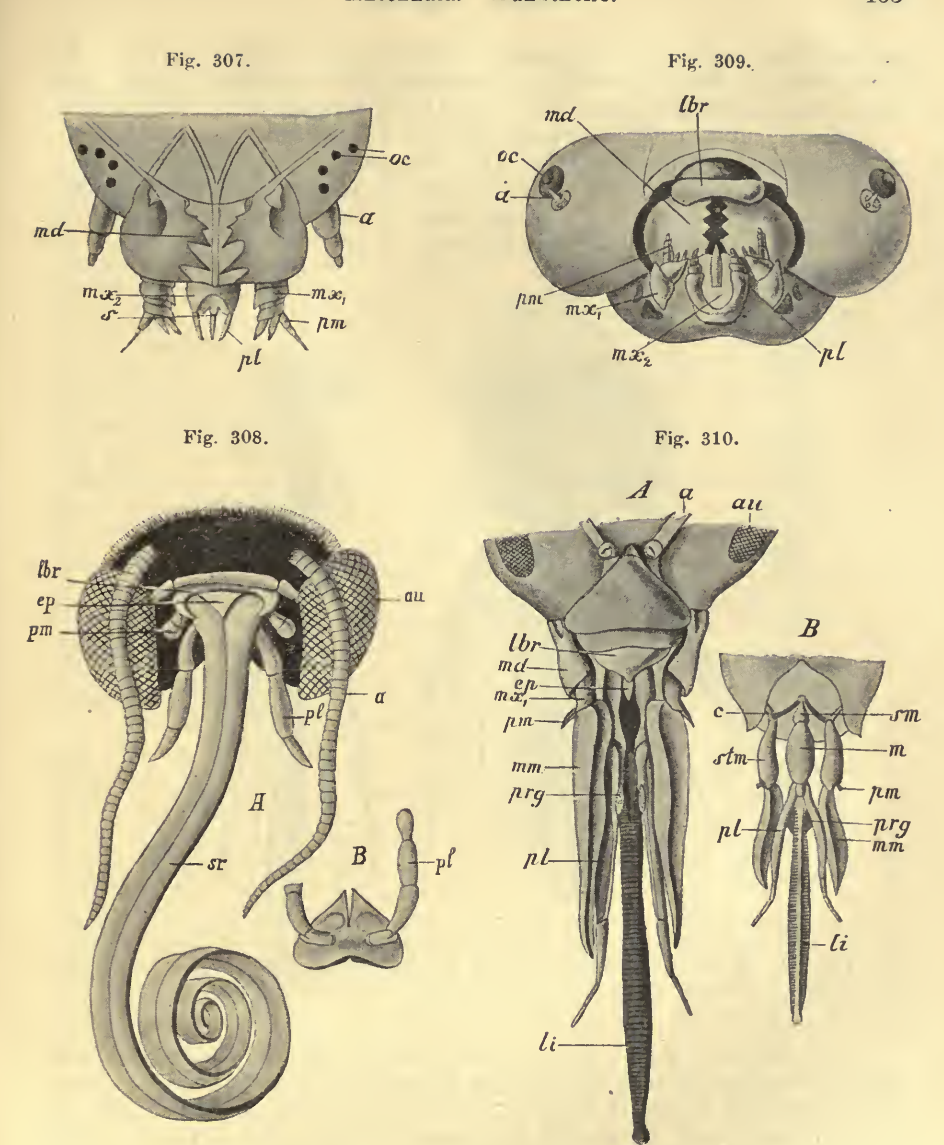


Fig. 307. **Mundtheile einer Macrolepidopterenraupe (Ocneria).** Bezeichnungen wie in Fig. 304 und 310.

Fig. 308. *A* **Mundtheile der Macrolepidopteren.** *B* Die Unterlippe (2. Maxillenpaar), isolirt. Bezeichnungen wie früher. *sr* Saugrüssel, den verschmolzenen Laden des 1. Maxillenpaares entsprechend.

Fig. 309. **Mundtheile einer Blattwespenlarve (Tenthredo).** Bezeichnungen wie früher.

Fig. 310. *A* **Mundtheile der Hymenopteren (Apis melifica).** *B* Die beiden Maxillenpaare. *au* Facettenauge, *a* Antenne, *lbr* Oberlippe, *md* Mandibel, *ep* Epipharynx, mx_1 vordere Maxillen, *pm* Taster (Palpus) derselben, *mm* die verschmolzenen Laden derselben, *prg* Paraglossa = äussere Laden der hintern Maxillen (Labium oder Unterlippe), *li* Zunge (Glossa) = innere Lade der hintern Maxillen, *c* Cardo, *sm* Submentum, *m* Mentum, *stm* Stamm (Stipes) der vordern Maxillen.

ausmünden. Die vorderen Maxillen bilden zwei schlanke Borsten, die zusammen mit den borstenförmigen Mandibeln im Saugrüssel liegen. Ihre ein- bis fünfgliedrigen Taster sind meist wohl entwickelt.

Die Mundtheile der Rhynchota (Fig. 312) bilden einen zum Stechen und Saugen geeigneten Schnabel. Die verlängerte, meist 4-gliedrige Unterlippe (hintere Maxillen) bildet eine Rinne, in welcher die zu Borsten umgewandelten Mandibeln und vorderen Maxillen liegen, und wird an ihrem basalen Theile von der Oberlippe bedeckt.

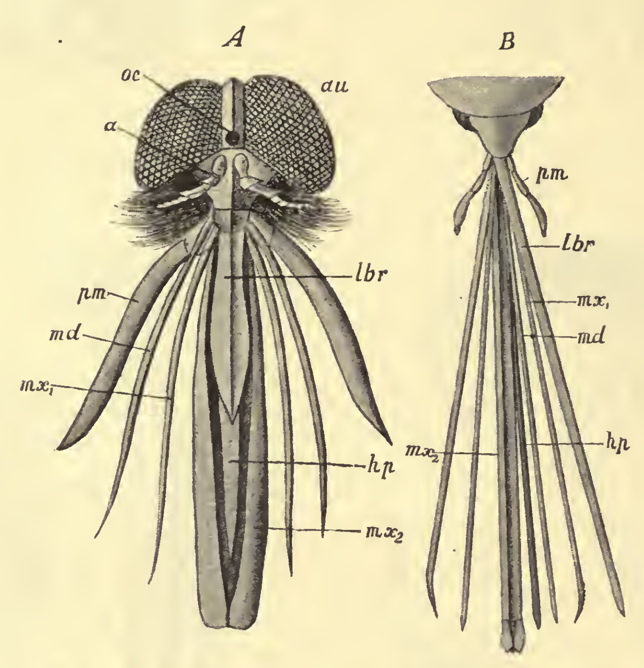


Fig. 311. **Mundtheile von Dipteren.** *A* **von Tabanus,** *B* **von Culex.** Bezeichnungen wie früher. *a* Antenne, *au* Facettenauge, *oc* einfaches Auge (Ocellus).

Der bisweilen sehr complicirte Mechanismus, welcher dem Saugen und Stechen vorsteht und zu dem gewisse Einrichtungen im Oesophagus (Pumpen, Reusen u. s. w.) gehören, kann hier nicht näher besprochen werden.

Die Mundtheile der übrigen Hexapoden schliessen sich — je nach ihrer Funktion — mehr oder weniger eng an einen der geschilderten Typen an.

Die Mundtheile der Coleopteren sind beissend und kauend, ganz ähnlich denen der Orthopteren, selten sind die Kauladen der vorderen Maxillen zu einem Saugrohr umgewandelt.

Die Mundtheile der Dermaptera, Ephemeridae, Odonata, Plecoptera, Corrodentia, Neuroptera, Panorpata sind ebenfalls beissend und gehören, mit verschiedenartigen Abweichungen, zum Typus derjenigen der Orthopteren und Coleopteren.

Die Mundtheile der Thysanoptera (Physopoda) nehmen zwischen den beissenden Mundtheilen der Orthopteren und den saugenden der Rhynchoten eine vermittelnde Stellung ein. Die Mandibeln sind zu Stechborsten umgebildet und kommen in das Innere eines kurzen, röhrenförmigen Rüssels

zu liegen, der durch Verwachsung der Oberlippe mit den vorderen Maxillen und der Unterlippe (hintere Maxillen) zu Stande kommt. Die beiden Maxillenpaare besitzen deutliche Taster und lassen auch sonst noch meist ihre typischen Bestandtheile in modificirter Form erkennen.

Bei den Trichopteren sind die Mandibeln rudimentär, die beiden Maxillenpaare bilden zusammen eine Art Rüssel (zum Stechen und Saugen), an dem die 4 Taster gesondert bleiben. Doch können sowohl die Taster als der Rüssel selbst in Wegfall kommen.

Bei den Aphaniptera (Flöhe) sind die Mundtheile saugend und stechend. Die Mandibeln sind gezahnte Leisten, die zusammen mit der Oberlippe das Saugrohr bilden. Die vorderen Maxillen sind kurz, ohrmuschelförmig, mit 4-gliedrigen Tastern. Die beiden vielgliedrigen Palpen der kleinen Unterlippe liegen seitlich der Saugröhre auf.

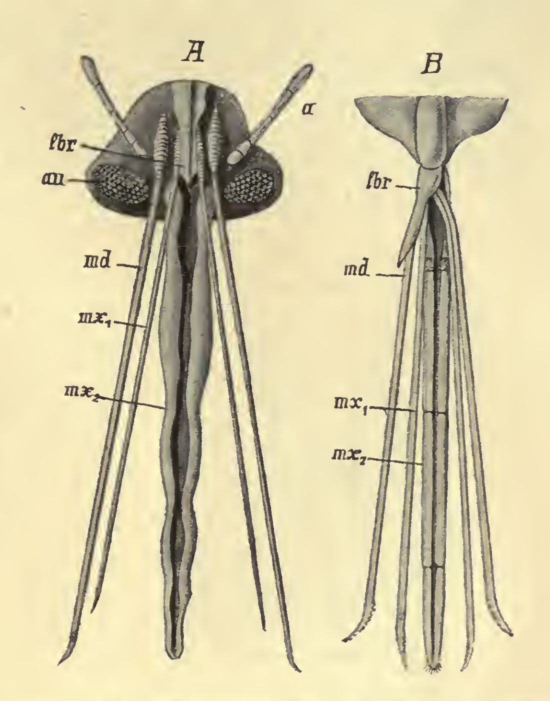


Fig. 312. **Mundtheile von Hemipteren.** *A* von **Pentatoma,** *B* von **Pyrchochoris.** Bezeichnungen wie früher.

Zweifellos sind die saugenden und stechenden Mundtheile bei verschiedenen Insektenordnungen unabhängig von einander aus kauenden hervorgegangen. Die specielle Morphologie der Mundtheile ist deshalb zwar wohl für die Erkenntniss der Verwandtschaftsbeziehungen der Mitglieder einer Ordnung, nicht aber für die Erkenntniss der Phylogenie der Insektenordnungen selbst maassgebend.

Es kommt vor, dass die Larven gewisser Insekten (Megaloptera unter den Neuropteren), die im erwachsenen Zustande beissende Mundtheile besitzen, saugende Mundtheile haben. Dies ist ein schöner Fall, welcher zeigt, wie sogar innerhalb einer kleinen Gruppe in Anpassung an specielle Existenzbedingungen saugende Mundtheile, und zwar sogar nur bei der Larve, sich ausbilden können. Bei den mit saugenden Mundtheilen ausgestatteten Lepidopteren, Dipteren, Aphanipteren und gewissen Hymenopteren sind bei den Larven (Fig. 307 und 309) die Mundtheile, wenn sie nicht rückgebildet sind, nach dem Typus der beissenden gebaut.

II. Die Gliedmaassen des Rumpfes.

Bei den Vorfahren der Antennata (Myriapoda und Hexapoda) war jedenfalls, wie dies bei Peripatus und noch bei den Myriapoden der Fall ist, jedes Rumpfsegment mit einem Gliedmaassenpaar ausgestattet. Bei den Hexapoden haben sich nur die 3 Gliedmaassenpaare der drei vor-

deren Rumpfsegmente erhalten, welche zusammen den Thorax oder die Brust bilden. Doch fehlt es, wie wir weiter unten sehen werden, auch bei Hexapoden nicht an Rudimenten von Extremitäten an den Segmenten des Hinterleibes.

Die Rumpfgliedmaassen sind durchgängig deutlich gegliedert und bestehen aus mehreren Gliedern, deren Zahl und Beschaffenheit systematisch äusserst wichtig ist. Je nach den speciellen Funktionen können die Beine verschiedenartig gestaltet sein. Man unterscheidet demgemäss Gangbeine, Sprungbeine, Schwimmbeine, Raubbeine u. s. w. Unter den Myriapoden rückt bei den Chilopoden das erste Rumpffusspaar als Kieferfusspaar (Fig. 324, pag. 478) an den Kopf. Es ist sehr kräftig, zangenförmig. Seine Basalglieder sind in der ventralen Mittellinie zu einer Platte verschmolzen. An der Endklaue mündet eine im Kieferfuss selbst liegende Giftdrüse aus.

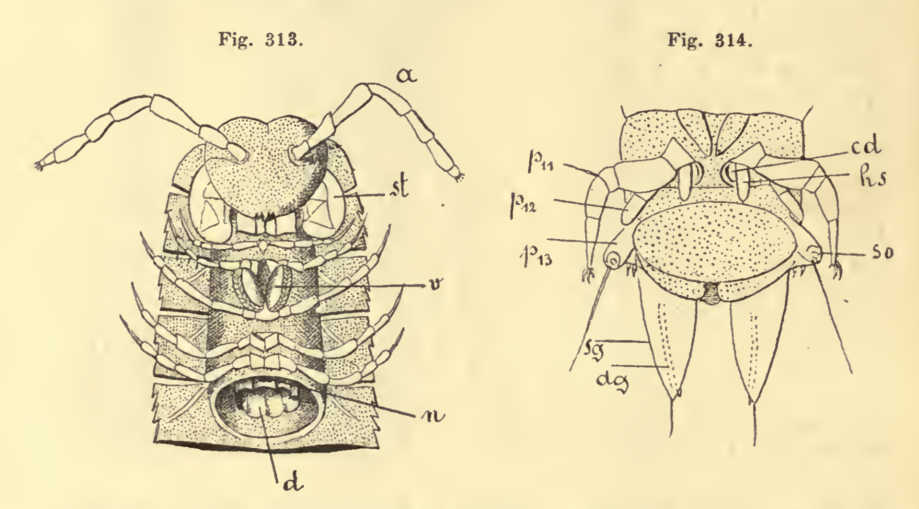


Fig. 313. **Vorderes Körperende eines weiblichen Polydesmus complanatus**, von der Bauchseite (nach LATZEL). *a* Antennen, *st* Stämme der Oberkiefer, *v* Vulven (Mündungen der weiblichen Geschlechtsorgane), *n* Bauchmark, *d* Darm.

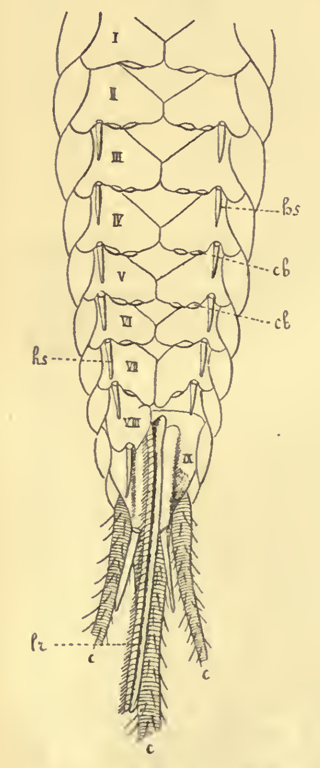
Fig. 314. **Hinteres Leibesende von Scolopendrella immaculata**, von der Bauchseite (nach LATZEL). p_{11} 11., p_{12} 12. unentwickeltes, p_{13} 13. umgewandeltes Beinpaar, welches letztere ein Tastorgan (*so*) trägt, *sg* Spinngriffel mit dem Ausführungsgang (*dg*) der Spinndrüse, *cd* Coxaldrüse, *hs* Hüftsporn des 11. Beinpaares.

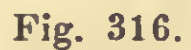
Bei den Diplopoden (Fig. 313) tragen die Doppelsegmente, also die auf den 4. oder 5. Rumpfring folgenden Ringe je 2 Beinpaare, während die 4 oder 5 vordersten Ringe (einfache Segmente) nur mit je einem Beinpaare ausgestattet sind. Einer der 4 oder 5 vordersten Ringe, es scheint bei den Iuliden der erste zu sein, kann gliedmaassenlos sein. Die Extremitäten des 7. Ringes sind beim Männchen gewöhnlich zu Copulationsorganen umgewandelt.

Rudimente von abdominalen Gliedmaassen bei Hexapoden. Zum Zwecke des Nachweises solcher Rudimente muss man sich der an den Beinen von Peripatus ausmündenden Coxaldrüsen erinnern. Aehnliche Drüsen münden bei Chilopoden an den Hüften der 4—5

letzten Beinpaare, an den Pleuren des letzten beintragenden Segmentes und am Aftersegment. Bei Diplopoden entsprechen wahrscheinlich solchen Drüsen ausstülpbare Wärzchen, die bei den Lysiopetaliden am Hüftglied des 3.—16. Beinpaares vorkommen, und Poren an den Hüften eines Theiles der Beine der Chordeumidae. Die Kenntniss der betreffenden Organe bei den Symphylen (Scolopendrella), welche vielleicht von allen lebenden Antennaten der gemeinsamen Stammform der Myriapoden und Insekten am nächsten stehen, ist äusserst wichtig. An den Coxalgliedern der Beine von Scolopendrella finden sich ausstülpbare, wahrscheinlich drüsige Säckchen (Fig. 314 *cd*), welche vornehmlich am 3. bis 11. Rumpffusspaare deutlich zu unterscheiden sind. Nach aussen von diesen Coxalsäckchen, die den Coxaldrüsen der übrigen Myriapoden und von Peripatus homolog sein dürften, findet sich je ein griffelförmiger Anhang *hs*, welcher als ein modificirter Fortsatz (Gelenksporn) des Hüftgliedes betrachtet werden muss. Abgesehen von diesen Coxalsäckchen besitzt Scolopendrella 2 Spinndrüsen, die an der Spitze der Spinngriffel *sg* am Endsegment des Körpers nach aussen münden, *dg*. Diese Drüsen gehören wahrscheinlich auch in die Kategorie der Coxaldrüsen und lassen die Spinngriffel als umgewandeltes letztes Gliedmaassenpaar erscheinen. Die Verhältnisse der Coxalsäckchen von Scolopendrella und der Coxaldrüsen der Myriapoden und Protracheaten (Peripatus) werfen nun viel Licht auf ähnliche Verhältnisse bei den niedersten Hexapoden, den Apterygoten. Bei Campodea finden

Fig. 315.




Fig. 316.

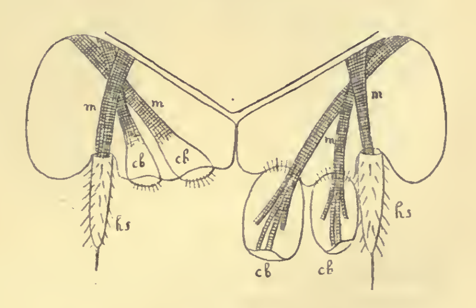


Fig. 315. **Bauchseite des Hinterleibes eines Weibchens von Machilis maritima** (nach OUDEMANS). Die linke Hälfte des 8. Bauchschildes ist entfernt. *I—IX* Segmente des Abdomens, *c* borstenförmige, gegliederte Anhänge (Cerci) des 10. Abdominalsegmentes, *cb* ausstülpbare Bläschen = in Rückbildung begriffene Coxaldrüsen, *hs* bewegliche Anhänge = Hüftsporne, muthmaassliche Rudimente von Abdominalfüssen, *lr* Legeröhre.

Fig. 316. **Ein Bauchschild von Machilis maritima**, mit zwei ausstülpbaren Bläschen (*cb*) jederseits. Links die Bläschen eingezogen, rechts ausgestülpt. *hs* Bewegliche Anhänge (Hüftsporne), *m* Muskeln derselben und der ausstülpbaren Bläschen. (Nach OUDEMANS.)

sich am ersten Abdominalsegment zwei undeutlich gegliederte Anhänge: rudimentäre Extremitäten. An den folgenden Abdominalsegmenten bis zum achten kommt jederseits auf der Bauchseite ein ausstülpbares Täschchen oder Säckchen vor, an dessen Aussenseite ein griffelartiger beweglicher Zapfen liegt. Diese Säckchen entsprechen offenbar den Coxalsäckchen von Scolopendrella und sind als in Rückbildung begriffene Coxaldrüsen zu betrachten, während der griffelförmige Fortsatz dem coxalen Sporne von Scolopendrella entspricht. Coxalsäckchen und Sporne von Campodea dürften deshalb als Reste zu Coxalgliedern von Abdominalgliedmaassen gehöriger Theile aufgefasst, kurz als Rudimente von Hüften bezeichnet werden. Aehnliche Ver-

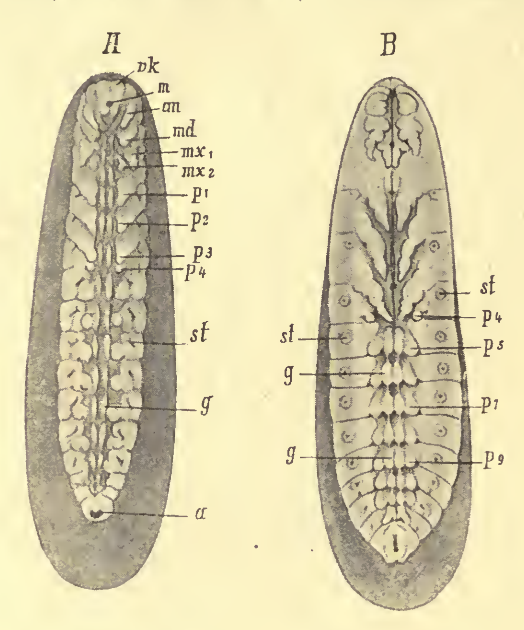


Fig. 317. ***A*** und ***B*** **Hydrophilus-Embryonen mit den Extremitätenanlagen** (nach Heider). Bei dem etwas älteren Embryo ***B*** sind die später verschwindenden Rudimente von Abdominalfüssen besonders deutlich zu sehen. *a* Afteröffnung, *an* Antenne, *g* Anlage der Bauchganglienkette, *m* Mundöffnung, *md* Mandibel, mx_1 1. Maxille, mx_2 2. Maxille (Anlage der Unterlippe), p_1, p_2, p_3 Thoraxbeinpaare, p_4, p_5, p_7, p_9 Extremitätenrudiment des 1., 2., 4. und 6. Abdominalsegmentes, *st* Stigmen, *vk* Vorderkopf.

hältnisse finden sich auch bei anderen Apteren (Fig. 315 u. 316), vornehmlich Thysanuren, doch können die Coxalrudimente auch fehlen oder bald auf die Säckchen, bald auf die Sporne beschränkt sein. Es muss noch bemerkt werden, dass die erwähnten Griffel an den Abdominalsegmenten der Thysanuren von manchen Forschern kurzweg als verkümmerte Abdominalfüsse betrachtet werden. Auch bei den geflügelten Hexapoden (Pterygota) sind vorübergehend auftretende Rudimente von Abdominalfüssen beobachtet worden. Sie kommen auf gewissen Embryonalstadien ganz nach Art der Anlagen der Brustfüsse als Höcker oder Stummel am vordersten, oder an mehreren vorderen, oder an allen Abdominalsegmenten zum Vorschein, um früher oder später wieder zu verschwinden. Beobachtet sind sie bei Käfern (Hydrophilus (Fig. 317 A u. B), Melolontha), Orthopteren (Gryllotalpa, Mantis, Periplaneta, Oecanthus, Blatta) und Trichopteren (Neophalax concinnus). Bei einigen Formen (Gryllotalpa, Oecanthus, Periplaneta, Blatta, Melolontha) werden sogar die Anlagen des ersten Abdominalfusspaares vor dem Ausschlüpfen des Embryos zu ansehnlichen, kurzgestielten Blasen, die mit den ausgestülpten Coxalsäckchen der Thysanuren verglichen werden können. Man hat ihnen, ebenso wie den letzteren, eine respiratorische Funktion zugeschrieben, freilich ohne genügende Begründung. Angesichts des weit verbreiteten Vorkommens von rudimentären Abdominalfüssen bei

den Embryonen geflügelter Insekten ist man berechtigt, die Frage aufzuwerfen, ob nicht die abdominalen Stummelfüsse (Afterfüsse) der Schmetterlings- und Blattwespenlarven (Raupen) Ueberbleibsel wirklicher Gliedmaassen, also nicht Neubildungen sind.

C) Die Flügel.

Flügel fehlen gänzlich bei den Myriapoden. Unter den Hexapoden sind die Apterygoten vollständig flügellos, und da bei ihnen weder beim erwachsenen Thiere noch auf irgendwelchen Entwickelungsstadien Rudimente von Flügeln oder von zu Flügeln gehörenden Organen vorkommen, so ist, in Uebereinstimmung mit andern ursprünglichen Organisationsverhältnissen der Apterygoten, die Annahme zur Zeit ziemlich gerechtfertigt, dass auch die Vorfahren der Apterygoten flügellos waren, dass, kurz gesagt, der flügellose Zustand bei ihnen, ebenso wie bei den Myriapoden und Protracheaten, ein ursprünglicher ist. Alle andern

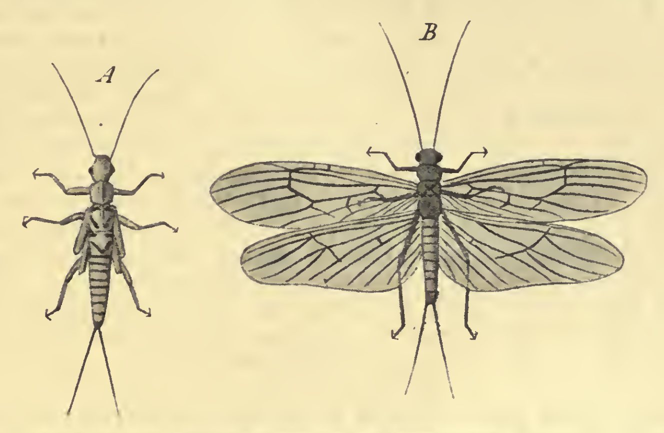


Fig. 318. *A* **Larve,** *B* **weibliche Imago von Capnia nigra** (Perlide). (Nach Pictet.)

Hexapoden (die Pterygoten) aber sind typisch mit Flügeln, und zwar ursprünglich mit 2 Paar Flügeln ausgestattet, und wenn innerhalb verschiedener Ordnungen der Pterygoten die Flügel auf ein Paar reducirt sind oder (entweder bei beiden Geschlechtern oder nur beim Weibchen) vollständig fehlen, so handelt es sich hier um einen abgeleiteten Zustand, um Thiere, welche die Flügel ihrer Vorfahren eingebüsst haben. Sehr häufig lassen sich bei solchen Insekten denn auch noch Rudimente von Flügeln oder zu Flügeln gehörender Organe nachweisen.

Die Flügel stellen dünne, lamellöse, ungegliederte Duplicaturen der Leibeswand, speciell des Integumentes dar. Die beiden Lamellen einer Flügelduplicatur liegen einander dicht an. Die Flügel sind, ähnlich wie ein Pflanzenblatt, geadert. Die Adern stellen grösstentheils Verdickungen der chitinigen Flügelcuticula dar. In den engen Binnenraum der Flügel treten Nerven und vornehmlich Tracheen ein, die sich in einer den Adern entsprechenden Weise verästeln. Auch Blutkanäle begleiten die Adern. — Die Anordnung der Adern ist systematisch sehr wichtig. Die genaue Untersuchung des Aderverlaufs, seiner Entwickelung und besonders die Erforschung im Schwunde begriffener rudimentärer oder „erloschener“ Adern hat zu dem Resultate geführt, dass die Flügel der verschiedenen Hexapodenordnungen zwar nicht auf einander, wohl

aber auf eine gemeinsame Flügelform zurückgeführt werden müssen. Es bestätigt demnach die Untersuchung der Flügel die Annahme, dass alle Ordnungen geflügelter Insekten von einer gemeinsamen geflügelten Stammgruppe abstammen.

Die 2 Paar Flügel sind Anhänge des Meso- und Metathorax der Insekten. Nie kommen mehr als 2 Paare vor. Ihre verjüngten Basaltheile sind mit den dorsalen Seitentheilen von Meso- und Metathorax gelenkig verbunden. Stark entwickelte Flügelmuskeln (siehe Musculatur) dienen zu ihrer Bewegung.

Das Problem der phylogenetischen Entstehung der Insektenflügel ist ausserordentlich schwierig und noch durchaus nicht gelöst. Denn die Entstehung dieser Organe ist nicht damit erklärt, dass man sagt, die Flügel sind Hautduplicaturen, die sich allmählich vergrössert und vom Körperstamm gelenkig abgesetzt haben. Die Flügel müssen doch in allen Stadien ihrer phylogenetischen Entwickelung bestimmte Funktionen ausgeführt haben. Ursprünglich konnten sie unmöglich Flugorgane gewesen sein. Welche Funktionen sie aber ausübten, bevor sie zu ausschliesslichen Flugorganen wurden, darüber lassen sich nur Vermuthungen äussern. Folgende Vermuthung erscheint noch am meisten annehmbar: 1) Die Vorfahren der Hexapoden waren, wie heutzutage noch die Apterygota, flügellose, durch Tracheen athmende Landthiere. 2) Die apterygotenartigen Vorfahren der Stammgruppe der Pterygoten passten sich an das Leben im Wasser an. Dorsale Hautduplicaturen dienten zur Athmung im Wasser. Die Entstehung solcher zur Athmung dienenden Hautduplicaturen bietet keine Schwierigkeiten, da jede Oberflächenvergrösserung, eine kleine wie eine grosse, von Nutzen ist. 3) Die respiratorischen Anhänge (in die sich Tracheen fortsetzten) wurden beweglich und konnten vielleicht zur Fortbewegung (Schwimmen) beitragen. Diese Annahme bietet ebenfalls keine Schwierigkeit, da die Kiemen vieler Wasserthiere beweglich sind und die Beweglichkeit wegen des erzeugten Wasserwechsels für die Athmung von Nutzen ist. 4) Bei einem erneuten allmählichen Uebergang zum Landleben trat allmählich die respiratorische Funktion zurück und die locomotorische in den Vordergrund. Hier liegt indess der schwierigste Punkt. Man kann indess annehmen, dass die Thiere schon zu der Zeit, da sie noch im Wasser lebten, sich vermittelst der Schwingungen ihrer Kiemenblätter über das Wasser emporzuschnellen vermochten, ähnlich, wie es fliegende Fische mit ihren Brustflossen thun.

Die Beschränkung der Flügel auf die 2 Paare des Meso- und Metathorax wird wohl in mechanischer Weise als zur Fortbewegung des Körpers durch Fliegen besser geeignet erklärt werden müssen. Unter den lebenden Insekten zeigt sich sogar unzweideutig eine Tendenz zur stärkeren Ausbildung nur eines Flügelpaares, und bei den Dipteren ist nur eines flugfähig entwickelt.

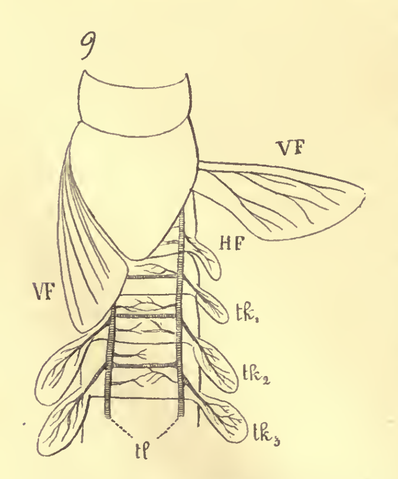


Fig. 319. **Thorax und vordere Abdominalsegmente der Larve von Cloeon dimidiatum (Ephemeride), mit Tracheenkiemen (*tk*$_1$, *tk*$_2$, *tk*$_3$) und den Anlagen der Vorderflügel (*VF*) und Hinterflügel (*HF*). *tl* Tracheenlängsstämme. (Nach V. Graber.)**

Als Paradigmata für das vermuthete Auftreten von zur Athmung im Wasser dienenden Hautduplicaturen bei den ältesten Vorfahren der geflügelten Insekten können die sogenannten Tracheenkiemen der Phryganiden-, Sialiden- und Ephemeridenlarven dienen. Die Phryganidenlarven leben im Wasser in selbstverfertigten Wohnröhren und besitzen am weichhäutigen Abdomen fadenförmige Anhänge, in welche Tracheenäste hineintreten. Solche Anhänge werden als Tracheenkiemen bezeichnet. Aehnliche Anhänge finden sich am Abdomen der Sialidenlarven. Bei den frei im Wasser lebenden Ephemeridenlarven finden sich an den Segmenten des Hinterleibs 6 oder 7 Paar seitliche, bewegliche Tracheenkiemen (Fig. 319, 343, 344), welche bald büschelförmig, bald blatt- oder fadenförmig sind. Ein vorderes Paar kann sogar zu einer Art Kiemendeckel entwickelt sein, indem es die hinteren schützend bedeckt. Alle diese Tracheenkiemen sind offenbar in Form von Hautduplicaturen und in Anpassung an das Wasserleben entstandene Athmungsorgane. Wo sie blattförmig sind, verästeln sich die in sie eintretenden Tracheen mehr oder weniger reichlich. Sie werden in ganz ähnlicher Weise angelegt wie die Flügel und bestehen bei den älteren Larvenstadien neben den Flügelanlagen fort (Fig. 319).

Versuche, die Flügel der Insekten auf Organe ziemlich weit abliegender Thierabtheilungen, wie etwa auf Rückenkiemen von Borstenwürmern oder Rückenduplicaturen von Crustaceen zurückzuführen, sind wohl kaum glücklich. Es wären in diesem Falle die Flügel uralte Organe, und man müsste sich wundern, dass sie bei keinem Insektenembryo der Anlage nach auftreten.

Ueber die specielle Gestalt und das Verhalten der Flügel bei den verschiedenen Insektenordnungen ist in der systematischen Uebersicht Einiges mitgetheilt worden.

II. Das Integument.

Das Integument ist nach dem nämlichen Typus wie bei den Crustaceen und allen übrigen Arthropoden gebaut. Den Körper überzieht in Form eines Exoskelets eine chitinige Cuticula, welche, bald fester, bald biegsamer, bald dicker, bald dünner, sowohl an den verschiedenen Abschnitten des Körpers und seiner Anhänge, als in den verschiedenen Abtheilungen des Systems die verschiedensten Modifikationen darbieten kann. Die Kenntniss der Beschaffenheit des Exoskelets an den verschiedenen Körpertheilen ist systematisch von grosser Bedeutung, ebenso die Kenntniss der Borsten, Haare, Schuppen u. s. w., welche in die Kategorie der Cuticularbildungen gehören. Das die Chitincuticula abscheidende Körperepithel wird auch hier als Hypodermis bezeichnet.

Bei den Häutungen, welche die Metamorphose der Antennaten und das Wachsthum der Larven begleiten, wird das ganze Exoskelet mitsammt der chitinigen Intima der damit ausgestatteten Darmabschnitte und mitsammt der chitinigen Intima der Tracheen und Ausführungsgänge von Drüsen abgeworfen. Die abgestreiften Chitinhäute werden als Exuvien bezeichnet.

Hautdrüsen sind bei den Antennaten weit verbreitet, kommen in ausserordentlich zahlreichen Modifikationen vor, münden an den verschiedensten Körperstellen nach aussen und secerniren Sekrete von sehr wechselnder Beschaffenheit. Eine vergleichende Bearbeitung derselben auf Grund umfassender Untersuchungen ist ein dringendes Bedürfniss. Es wäre vor allem wichtig, zu untersuchen, welche Drüsen bei den Antennaten den Coxal-

und Spinndrüsen von Peripatus entsprechen und ob und welche Drüsen als umgewandelte Nephridien zu deuten sind. Zur Entscheidung solcher Fragen liegen die nothwendigen vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Beobachtungen noch nicht vor.

Zu den auf der äusseren Haut ausmündenden Drüsen kann man zunächst die Speicheldrüsen rechnen, da sie in unmittelbarer Nähe des Mundes ausmünden. Sie sind bei den Antennaten allgemein verbreitet, liegen gewöhnlich zu Seiten des Vorderdarms im Kopf oder in der Brust und kommen in 1—3 Paaren vor. Sie stellen entweder einfache Schläuche oder reichlich gelappte acinöse Drüsen dar oder zerfallen jederseits in 2 oder mehrere Drüsensäckchen. Fast immer aber vereinigen sich die Ausführungsgänge der Drüsen einer Seite zu einem gemeinsamen Gang und schliesslich die beiderseitigen Gänge zu einem unpaaren ausleitenden Kanal, welcher meist an der Unterlippe oder am Hypopharynx, jedenfalls immer in unmittelbarer Nähe des Mundes nach aussen mündet. Nicht selten findet sich jederseits eine Anhangsblase (Speichelbehälter) am Ausführungsgang. Es kommt auch vor, dass zwei seitliche, getrennte, äussere Oeffnungen für ein Speicheldrüsenpaar vorhanden sind, indem das unpaare Endstück fehlt. Wo mehrere Drüsenpaare vorhanden sind, können sie von einander getrennt, gewöhnlich aber jedes Paar mit einem gemeinsamen Endstück, ausmünden.

Die Speicheldrüsen stellen, soweit ihre Entwickelung bekannt ist, Einstülpungen des Mundrandes des Stomodaeums dar. Es liegen Beobachtungen vor, nach welchen sich der unpaare Ausführungsgang erst secundär bildet und die beiden Speicheldrüsen aus paarigen Anlagen hervorgehen.

Spinndrüsen (Sericterien) kommen bei vielen Insektenlarven vor und sind besonders stark bei solchen entwickelt, welche sich verpuppen (z. B. die Schmetterlingsraupen und Blattwespenlarven). Ihr an der Luft erhärtendes Fadensekret bildet die Gespinnste, aus denen die Puppenhülle besteht, kann aber auch zu anderen Zwecken dienen. Es handelt sich bei den Spinndrüsen um paarige, langgestreckte, oft den ganzen Körper durchziehende, gewundene Drüsenschläuche, bei denen die Drüsenzellen des Epithels oft eine enorme Grösse erreichen und netzförmig verästelte Zellkerne besitzen. Die beiden Ausführungsgänge vereinigen sich, wie bei den Speicheldrüsen, zu einem unpaaren Endstück, dessen äussere Oeffnung ebenfalls am Munde gelegen ist. Mit den Ausführungsgängen können ebenfalls accessorische Drüsen in Verbindung stehen. Die Ausführungsgänge dieser und anderer Hautdrüsen besitzen eine chitinige Intima, die in ähnlicher Weise wie die Tracheenintima in einer niedergedrückten Spirallinie verdickt sein kann.

Die Spinndrüsen von Scolopendrella sind schon bei Gelegenheit der Besprechung rudimentärer Abdominalgliedmaassen erwähnt worden. Auch die dort citirten, durch die Analporen des Aftersegmentes und die Pleuralporen des letzten beintragenden Segmentes ausmündenden Drüsen sollen Spinndrüsen sein.

Wenn man sich der bei den Protracheaten bestehenden Verhältnisse erinnert, so kann man zu der Vermuthung kommen, dass die Speicheldrüsen der Antennaten ebenfalls umgewandelte Nephridien sind, und dass die Spinndrüsen in die Kategorie der Coxaldrüsen und parapodialen Borstendrüsen gehören. Vergl. darüber auch den Abschnitt über Rudimente von Abdominalfüssen bei Hexapoden.

Von den zahlreichen andern bei den Antennaten zur Beobachtung gelangten Hautdrüsen lässt sich der morphologische Werth zur Zeit durchaus nicht bestimmen. Wir können nur einige derselben namhaft machen.

In der Myriapodenabtheilung der Diplopoden kommen sogenannte Stink- oder Wehrdrüsen vor, welche durch die „Foramina repugnatoria“ auf der Rückenseite einer wechselnden Anzahl von Rumpfsegmenten ausmünden. Diese Foramina sind entweder paarig und liegen dann seitlich, oder unpaar und liegen dann in der Mittellinie. (Das Sekret der Wehrdrüsen enthält bei Paradesmus gracilis Blausäure.)

Diese Wehrdrüsen, von denen auf ein Doppelsegment nur ein Paar kommt, sind als modificirte Nephridien betrachtet worden.

In die Kategorie der Wehrdrüsen gehören vielleicht die durch unpaare ventrale Poren ausmündenden Drüsen der Geophiliden unter den Chilopoden.

Stinkdrüsen, die ein stark riechendes, offenbar den Thieren zum Schutze gereichendes Sekret liefern, kommen auch bei manchen Insekten (vornehmlich bei Wanzen, Käfern und Orthopteren) bald paarig, bald unpaar und an verschiedenen Körperstellen ausmündend vor. Bei manchen Käfern stellen sie Anhangsorgane des Rectums dar. Eine specielle Aufzählung der zahlreichen Befunde bietet zur Zeit von einem vergleichend-anatomischen Gesichtspunkte aus kein Interesse.

Giftdrüsen. Die Kieferfüsse der Chilopoden enthalten eine Giftdrüse, deren äussere Oeffnung an der Endklaue liegt. Bei den Weibchen vieler Hymenopteren kommt eine Giftdrüse vor, die ihr Sekret in einen complicirt gebauten, am Hinterleibsende gelegenen Stachelapparat ergiesst. Die Giftdrüse selbst besteht aus 2 einfachen oder verästelten Drüsenschläuchen, die mit gemeinsamem unpaaren Endstück in das blinde Ende einer Giftblase einmünden. (Vergl. Fig. 348 A, pag. 502).

Beindrüsen finden sich bei vielen Insekten an den Endgliedern der Brustbeine.

Wachsdrüsen kommen bei vielen Rhynchoten (Aphiden, Cocciden) vor. Sie liegen entweder auf dem Rücken in Querreihen oder in der Umgebung des Afters und sondern Wachsfäden, Wachsplättchen u. s. w. ab, welche zur Herstellung eines Rückenschildes oder eines den Körper bedeckenden Flaumes, oder zur Umhüllung der Exkremente eine verschiedenartige Verwendung finden.

Als Rectaldrüsen bezeichnet man im Rectum der Insekten sehr allgemein vorhandene Papillen oder Wülste mit drüsigem Epithel.

Bei Mantis mündet eine Drüse an den Hüften des ersten Beinpaares (Coxaldrüse ?).

III. Die Musculatur.

Die Art und Weise der Anordnung der Muskeln im Körper und ihr Verhältniss zum Exoskelet ist eine ganz ähnliche wie bei den Crustaceen. Man vergleiche das dort Gesagte. Die Musculatur erscheint in eine oft sehr grosse Anzahl von Einzelmuskeln aufgelöst, die zur Bewegung der Segmente, der Körperregionen, der Gliedmaassen und ihrer einzelnen Glieder, der Mundtheile, der Legescheiden, Stacheln u. s. w. in bestimmter zweckentsprechender Weise angeordnet sind. Der grösste Theil der Muskeln des Stammes dürfte sich auf ein paariges System dorsaler und ventraler intersegmentaler Längsmuskeln zurückführen lassen. Während sich bei den Myriapoden entsprechend der homonomen Gliederung des Körperstammes die Musculatur in allen Rumpfsegmenten in gleichartiger Weise wiederholt, ist bei den Hexapoden die Musculatur im Kopf, Thorax und Abdomen sehr verschiedenartig ausgebildet. Sehr stark ist die Musculatur

des Thorax, auf dessen drei Segmente die im Dienste der Fortbewegung stehenden Gliedmaassen beschränkt sind und welcher die Flügel trägt. Die zur Bewegung dieser letzteren dienenden Flugmuskeln nehmen in den Seitentheilen des Thorax einen vorwiegend dorso-ventralen Verlauf. Unter ihnen spielen für jeden Flügel ein Heber und ein Senker die wichtigste Rolle.

Die Körpermusculatur ist quergestreift.

IV. Der Darmkanal.

Der Mund liegt am Kopf zwischen den Mundtheilen, der After überall am Endsegmente des Abdomens. Der Darmkanal nimmt bei den meisten Myriapoden und den Apterygoten unter den Insekten einen gestreckten Verlauf durch den Körper, ist also nicht länger als der letztere. Bei den geflügelten Insekten hingegen zeigt er meist mehr oder weniger ausgesprochene Windungen, die bei den Larven fehlen oder doch nicht so stark entwickelt sind. Ueberall zerfällt er in die bekannten drei Abschnitte: den aus dem ectodermalen Stomodaeum hervorgehenden Vorderdarm, den entodermalen Mitteldarm und den aus dem ectodermalen Proctodaeum hervorgehenden Enddarm. Diese drei Abschnitte sind meist deutlich von einander abgegrenzt. Jeder derselben kann, vornehmlich bei den Insekten, wieder in weitere Unterabschnitte zerfallen und besondere Anhangsorgane (in Form von Divertikeln) darbieten. Ganz besonders charakteristisch (nur bei einzelnen Apterygoten fehlend) sind faden- oder schlauchförmige Divertikel des Enddarmes, die in wechselnder Zahl auftreten, als Exkretionsorgane fungiren und den Namen der MALPIGHI'schen Gefässe erhalten haben. Die am Mund oder in der Nähe desselben ausmündenden Speicheldrüsen und die Spinndrüsen der Larven sind schon besprochen worden.

Myriapoden. Der Darmkanal nimmt einen gestreckten Verlauf, nur bei Glomeriden zeigt er in seinem hintern Theile Windungen. Der Mitteldarm ist mit zahlreichen kurzen Leberschläuchen besetzt. In den Anfangstheil des Enddarmes münden ein oder zwei Paar langgestreckte, dem Darm entlang verlaufende und sich häufig um ihn herum windende MALPIGHI'sche Gefässe.

Hexapoden. Abgesehen von den Apterygoten und den Larven der meisten Insekten, deren gestreckter Darmkanal keine Complikation darbietet, kann jeder der drei Hauptabschnitte des Darmkanals der Insekten besondere Differenzirungen aufweisen. Diese sind vornehmlich bei den räuberischen Insekten in mannigfaltiger Weise entwickelt, während der Darmkanal der Pflanzenfresser im Allgemeinen einförmiger, dafür aber stärker gewunden ist.

Der Vorderdarm zerfällt häufig in drei Abschnitte: 1) einen Pharynx oder eine Mundhöhle, 2) eine enge, durch den Schlundring hindurchtretende Speiseröhre (Oesophagus) und 3) einen verschieden gestalteten, sackförmig erweiterten Vormagen. Dieser letztere kann als gesonderter Abschnitt fehlen. Ist der Vormagen mit einer stärkeren Muskelwand versehen, so wird er als Kropf (Ingluvies) bezeichnet. Bei der Honigbiene wird er Honigmagen genannt. Bei Insekten mit saugenden Mundtheilen, ganz besonders bei Lepidopteren (Fig. 349, pag. 503) und Dipteren, schnürt er sich in Form einer gestielten Blase ab, welche sich in den hintern Theil des Vorderdarmes öffnet und unpassend als Saugmagen,

besser vielleicht als Speisebehälter bezeichnet wird. Zwischen Kropf und Mitteldarm schiebt sich bei vielen Raubinsekten (vielen Coleopteren, Neuropteren und Orthopteren) ein musculöser Kaumagen ein, dessen chitinige Intima stark verdickt ist und in Form von Zacken, Stacheln, Leisten, Zähnen u. s. w. in das Lumen in einer Weise vorspringt, dass der Querschnitt des Kaumagens ein äusserst zierliches Bild darbietet. Mit dem Pharynx steht bei einigen Rhynchoten ein eigenthümlicher Pumpapparat in Verbindung.

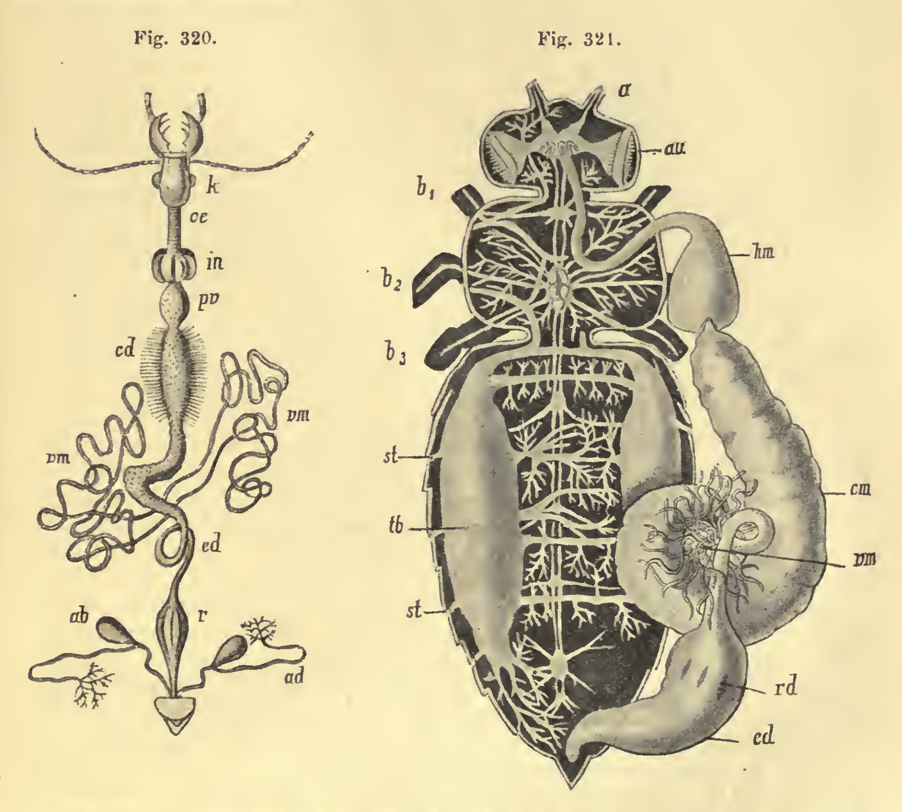


Fig. 320. **Verdauungsapparat von Carabus auratus** (nach DUFOUR). *k* Kopf mit Mundtheilen, *oe* Oesophagus, *in* Kropf (Ingluvies), *pv* Kaumagen, *cd* Chylusmagen mit Zöttchen besetzt, *vm* MALPIGHI'sche Gefässe, *ed* Enddarm mit Rectum (*r*), *ad* Analdrüsen mit musculöser Anhangsblase *ab*.

Fig. 321. **Nerven-, Tracheen- und Verdauungssystem der Honigbiene** (nach LEUCKART). Die feinen Verästelungen des Tracheensystems sind nicht dargestellt, das Tracheensystem auf der rechten Seite der Figur nur theilweise gezeichnet. *au* Facettenauge, *a* Antenne, b_1, b_2, b_3 die 3 Beinpaare, *tb* der zu einer grossen Blase angeschwollene Theil des Tracheenlängsstammes, *st* Stigmen, *hm* Honigmagen, *cm* Chylusmagen, *vm* MALPIGHI'sche Gefässe, *rd* Rectaldrüsen, *ed* Enddarm.

Der Vorderdarm ist innen von einer chitinigen Intima, der Fortsetzung des chitinigen Exoskeletes, ausgestattet.

Der im Abdomen liegende Mitteldarm ist der für die Resorption wichtigste Abschnitt des Darmkanals, sein Epithel besteht aus Drüsenzellen und springt häufig in Form von Falten oder Zöttchen in das Lumen

vor. Er stellt ein ziemlich weites, oft in Windungen verlaufendes Rohr dar, an dem sich häufig ein vorderer erweiterter Theil als Chylusmagen von einem längeren und dünneren hinteren Theil (Dünndarm) unterscheiden lässt. Der Chylusmagen ist bei Raubkäfern mit kurzen Divertikeln wie mit Zotten besetzt; bei Orthopteren münden längere Divertikel in seinen Anfangstheil.

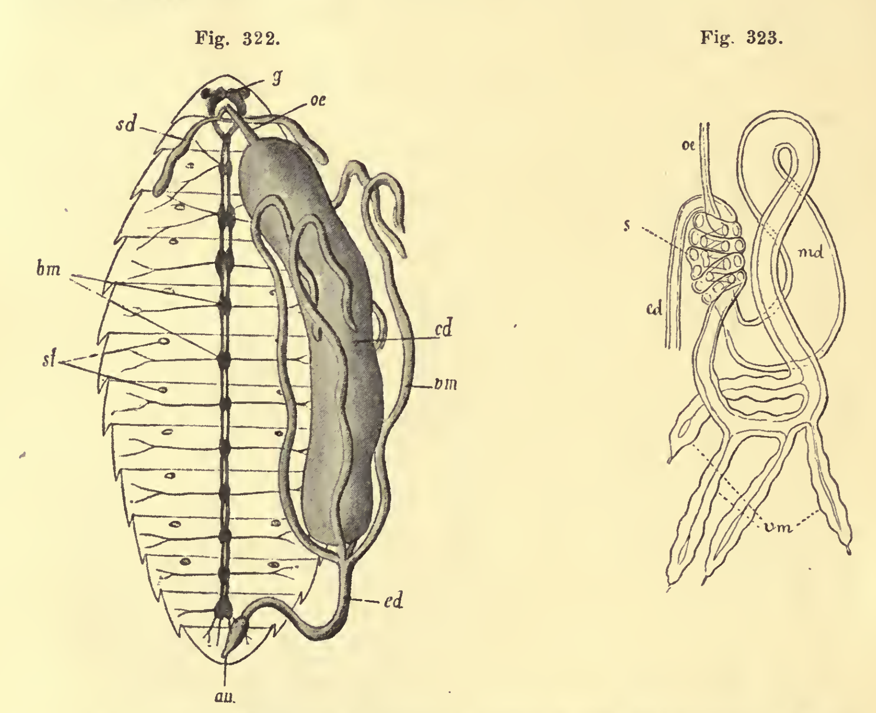


Fig. 322. **Larve (Made) der Honigbiene; Anatomie des Verdauungs- und Nervensystems** (nach R. Leuckart). *g* Gehirn, *bm* Bauchmark, *oe* Oesophagus, *sd* Spinndrüsen, *cd* Mitteldarm oder Chylusdarm, *ed* Enddarm, noch nicht mit dem Mitteldarm in Verbindung, *vm* Malpighi'sche Gefässe, *an* After, *st* Stigmen.

Fig. 323. **Darmkanal von Psyllopsis fraxinicola** (nach Witlaczil). *oe* Oesophagus, *md* Mitteldarm, *ed* Enddarm, *vm* Malpighi'sche Gefässe, *s* Stelle, wo sich der Enddarm mit dem vordersten Theile des Mitteldarmes verschlingt.

Der Enddarm ist innen von einer zarten chitinigen Intima ausgekleidet und besitzt eine an dem mit dem After ausmündenden Endtheile oft ansehnliche Muskelwand. Seine Länge wechselt, oft ist er ansehnlich lang und in Schlingen gelegt.

Die Grenze zwischen Mittel- und Enddarm lässt sich oft schwer bestimmen, da eine Intima auch am Mitteldarm vorkommen kann und die ontogenetische Entwickelung des Mitteldarms noch nicht genügend aufgeklärt ist. Ziemlich willkürlich nimmt man an, dass der Enddarm da anfängt, wo die Malpighi'schen Gefässe einmünden. Wenn diese letzteren nun auch zweifellos Bildungen des Enddarmes sind, so brauchen sie doch nicht immer an seinem vorderen Ende aufzutreten. Der Enddarm lässt häufig wieder verschiedene Unterabschnitte erkennen. Der letzte Abschnitt des Enddarmes trägt bisweilen einen unpaaren Blindsack. Es können auch paarige

Analdrüsen (Stinkdrüsen) in denselben münden. Die als Drüsen gedeuteten Analpapillen und Analwülste sind schon erwähnt worden.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigt der Darm bei gewissen Rhynchoten (Psylliden und Cicaden). Mitteldarm und ein Theil des Enddarmes bilden eine Schlinge (Fig. 323). Die beiden Schenkel der Schlinge sind eine Strecke weit miteinander verwachsen und an der Verwachsungsstrecke umeinander gewunden.

Bei einigen Larven von Hymenopteren, Neuropteren (Myrmeleon) und Dipteren (Pupiparen) steht der Mitteldarm noch nicht mit dem ausschliesslich exkretorisch thätigen Enddarm in Verbindung, sondern endigt hinten blind (Fig. 322).

Die MALPIGHI'schen Gefässe. Es sind langgestreckte, meist fadenförmige Anhänge, welche als Ausstülpungen des Proctodaeums angelegt werden. Ihre grossen Epithelzellen (mit oft verästelten Zellkernen) enthalten gefärbte, harnsäurehaltige Concremente. Bisweilen fehlt den MALPIGHI'schen Gefässen ein deutliches Lumen; sie bestehen dann aus wenigen Zellreihen. Die Zahl der MALPIGHI'schen Gefässe ist ebenso verschieden wie die Art ihrer Einmündung in den Enddarm.

Apterygota. MALPIGHI'sche Gefässe fehlen bei Iapyx und den Collembola. Bei Campodea finden sich ca. 16, sie sind hier kurz; bei den übrigen Thysanuren sind sie lang, 4—8 an der Zahl. Je 2 Fäden vereinigen sich vor der Einmündung.

Pterygota. Die MALPIGHI'schen Gefässe sind entweder sehr zahlreich und dann relativ kurz, oder wenig zahlreich (2—8) und dann lang. Zahlreiche Gefässe besitzen die Dermaptera (ca. 30), Ephemeridae (ca. 40), Odonata (50—60), Plecoptera (40—50), Orthoptera (30—50 und mehr) und Hymenoptera (sehr zahlreich, oft über 100, selten unter 12). Wenige (2—8) MALPIGHI'sche Gefässe besitzen die Corrodentia (4—6), Thysanoptera (4), Rhynchota (2—4), Neuroptera (4—6), Panorpatae (6), Trichoptera (6), Lepidoptera (6, selten 2 oder 4), Diptera (4 oder 5), Siphonaptera (4) und Coleoptera (4—6). Was die Einmündungsweise der MALPIGHI'schen Gefässe in den Enddarm anbetrifft, so mündet in den meisten Fällen jedes Gefäss gesondert für sich. Bisweilen aber vereinigen sich die Gefässe jederseits zu einem gemeinsamen Ausführungsgang, bisweilen münden auch die Ausführungsgänge in ein gemeinsames, unpaares Endstück. Hie und da öffnen sich die Gefässe in eine paarige oder unpaare Harnblase, welche dem Enddarm aufsitzt. Beispiele: Aphiden. Jederseits 2 Gefässe, die sich jederseits vor der Einmündung zu einem gemeinsamen Gang verbinden. Aletia, Danais (Lepidoptera). Jederseits 3 Gefässe mit gemeinsamem kurzen Endstück jederseits (Fig. 349, pag. 503). Galleria (Lepidoptera). Ein unpaares Endstück, in welches 5 oder 6 verästelte Gefässe einmünden. Ephippigera und die Grylloden (Orthoptera). Zahlreiche Gefässe, die, zu einem Büschel vereinigt, durch einen gemeinsamen langen Ductus excretorius in den Enddarm münden. Orthezia (Cocciden). Jederseits 2 Gefässe, die sich jederseits vereinigen. Die beiden Endgänge münden selbst wieder in ein unpaares Endstück. Noctuinenpuppe. 3 Paar Gefässe münden, paarweise vereinigt, in eine unpaare Harnblase. Lygaeus (Hemiptera). Jederseits 2 Gefässe, die jederseits in eine Harnblase münden.

Bisweilen ist die Zahl der MALPIGHI'schen Gefässe bei der Larve kleiner als beim erwachsenen Thier. So besitzt die Larve der Honigbiene (Fig. 322) nur 4 Gefässe. Bei Blattiden und Grylloden nimmt die Zahl während der

allmählichen Verwandlung zu. Die Schmetterlingsraupen besitzen gewöhnlich dieselbe Zahl wie die Erwachsenen. Nur die Jugendformen der Termiten sollen zahlreichere Gefässe besitzen als die Erwachsenen.

V. Das Nervensystem

tritt in der für die Arthropoden charakteristischen Form auf und besteht aus dem Gehirn (oberen Schlundganglion), den Schlundcommissuren und dem Bauchmark. Das im Kopf über dem Schlunde gelegene Gehirn erreicht oft (ganz besonders bei den hochentwickelten Hymenopteren) einen hohen Grad der Ausbildung und ist durch Lappenbildungen (Ganglion opticum, Riechlappen u. s. w.) ausgezeichnet. Aus ihm entspringen die Nerven für die am Kopfe liegenden Sinnesorgane: die Augen, Antennen und an den Antennen befindliche Riechorgane. An dem Bauchmark können wir immer einen Kopftheil von einem Rumpftheil unterscheiden. Der erstere wird durch das untere Schlundganglion gebildet, welches aus den verschmolzenen, beim Embryo oft gesondert angelegten Ganglien der Mundgliedmaassen zusammengesetzt ist. Das Bauchmark des Rumpfes dürfte ursprünglich aus ebensoviel durch Längscommissuren verbundenen Doppelganglien bestehen, als Rumpfsegmente vorhanden sind, doch sind immer einige der letzten Rumpfsegmente zu einem meist etwas grösseren Endganglion verschmolzen. In einer solchen nicht concentrirten Gestalt erhält sich das Bauchmark bei den Myriapoden, Apterygoten und manchen geflügelten Insekten, besonders auch bei sehr vielen Insektenlarven. Doch tritt vielfach, und zwar innerhalb verschiedener Insektenordungen, eine mehr oder weniger weitgehende Concentration des Bauchmarks in ganz ähnlicher Weise ein, wie dies bei den Krebsen geschildert wurde. Diese Concentration kommt durch Verschmelzung von Ganglienpaaren zu Stande, kann sowohl im Abdomen als im Thorax eintreten und schreitet gewöhnlich (nicht immer) sowohl im Thorax als im Abdomen von hinten nach vorn fort. Es kann sogar (Parallelfall zu den Brachyuren und manchen Copepoden) eine Vereinigung der verschmolzenen Ganglien des Thorax und Abdomens zu einer grossen Brustganglienmasse eintreten; solche

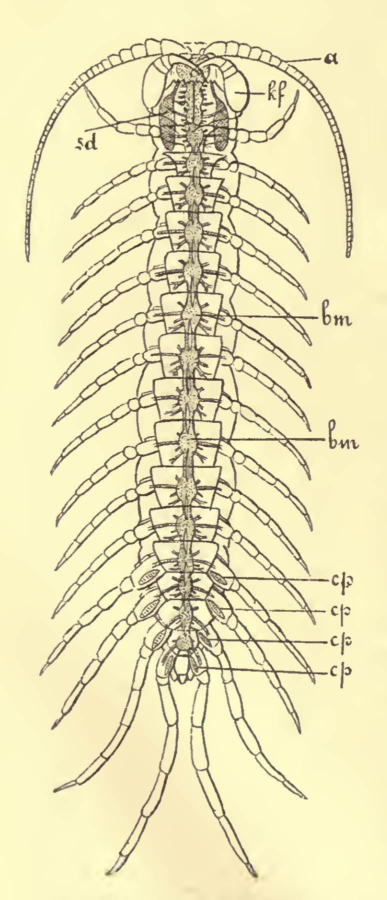


Fig. 324. **Lithobius forficulatus**, von der Bauchseite gesehen (nach R. Leuckart). *a* Antennen, *kf* Kieferfüsse (Giftfüsse), *sd* Speicheldrüsen, *bm* Bauchmark, *cp* Hüft- oder Coxalporen.

Fälle finden sich bei Dipteren und Rhynchoten. Wenn auch im Allgemeinen die Larven ein weniger concentrirtes Nervensystem besitzen als die erwachsenen Thiere (Imagines), so dass man die fortschreitende Concentration oft ontogenetisch bei einer und derselben Thierart verfolgen kann, so ist das doch nicht immer, ja bisweilen ist sogar scheinbar das Gegentheil der Fall. Die interessanten Beziehungen zwischen dem Nervensystem der Larven und demjenigen der Imagines sollen nachher noch berührt werden.

Aus den Ganglien des Rumpfbauchmarkes entspringen die Nerven für Haut, Musculatur und Drüsen des Rumpfes (Thorax+Abdomen) und seiner Gliedmaassen. Die beiden Ganglien eines Doppelganglions sind immer dicht aneinandergelagert und machen den Eindruck eines einzigen, aus zwei symmetrischen Hälften bestehenden Knotens; doch bleiben die die aufeinanderfolgenden Ganglien verbindenden Längscommissuren sehr oft getrennt. Ein sympathisches Nervensystem scheint bei allen Antennaten vorhanden zu sein.

Myriapoda (Fig. 324).

In jedem Rumpfsegment findet sich ein Ganglion. Die Ganglien sind meist durch deutlich getrennte Längscommissuren verbunden. Nur bei den Pauropoden und Symphylen stellt das Bauchmark einen medianen, mit, den Ganglien entsprechenden, aufeinanderfolgenden Anschwellungen versehenen Strang dar, an welchem die Längscommissuren nicht gesondert sind.

Gewöhnlich bilden die 2 vordersten Rumpfganglien oder nur das vorderste Rumpfganglion (Symphyla) mit dem unteren Schlundganglion eine Masse, an der sich aber die ursprüngliche Zusammensetzung meist noch bei genauerer Untersuchung erkennen lässt. Dem gliedmaassenlosen Analsegment fehlt ein gesondertes Ganglion, wie denn auch bisweilen die 2 oder 3 Ganglien der vorhergehenden Segmente verschmolzen sind.

Die Doppelsegmente der Diplopoden besitzen je 2 Ganglien.

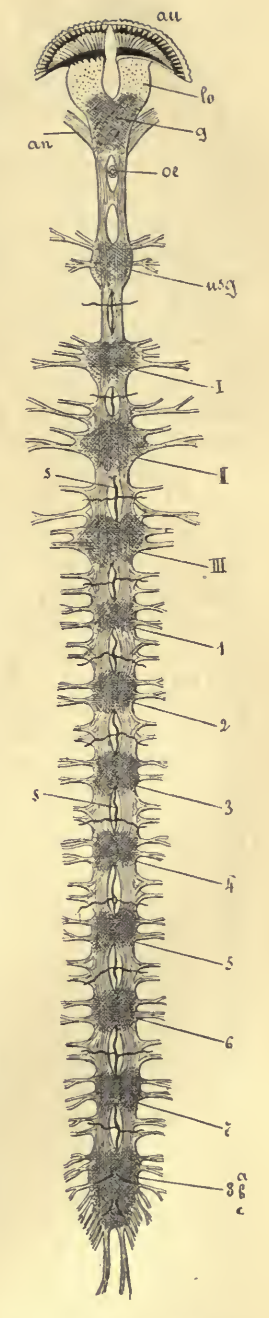


Fig. 325. **Centralnervensystem von Machilis maritima** (nach OUDEMANS). *au* Auge, *lo* Lobus opticus, *g* Gehirn, *an* Antennennerv, *oe* Oesophagus, zwischen den Schlundcommissuren hindurchtretend, *usg* unteres Schlundganglion, *I—III* Thoracalganglien, 1—8 Abdominalganglien, das letzte 8 *a b c* aus drei verschmolzenen Ganglien bestehend, *s* sympathisches Nervensystem des Bauchmarks.

Hexapoda.

Apterygota. Schon diese Abtheilung eignet sich sehr gut zur Demonstration nicht concentrirter und concentrirter Nervensysteme. Die Thysanuren besitzen ein nicht concentrirtes Nervensystem, bestehend aus Gehirn, Schlundcommissuren, unterem Schlundganglion, 3 Ganglien der 3 Thoracalsegmente und 8 (bei Campodea 7) Ganglien des Abdomens (Fig. 325). Der feinere Bau des letzten grössten Abdominalganglions und die Zahl der von ihm abgehenden Nerven ergiebt, dass es aus 3 verschmolzenen Ganglien besteht. Die Zahl der Abdominalganglien wäre demnach, der Zahl der Segmente entsprechend, 10. Bei den Collembola ist die Segmentzahl des Abdomens reducirt, und es ist dem entsprechend, wie es scheint, nur ein Abdominalganglion vorhanden. Bei Sminthurus soll auch nur ein Thoracalganglion vorhanden sein. Die beiden Längscommissuren bleiben bei den Thysanuren deutlich getrennt. Von jedem Ganglion gehen jederseits 2 Nerven und ebensoviele von den Schlundcommissuren ab. Vor dem unteren Schlundganglion und hinter dem Oesophagus verbindet eine Quercommissur die Schlundcommissuren.

Pterygota. Das Nervensystem der geflügelten Insekten bietet in seiner Gliederung eine wahrhaft erstaunliche Mannigfaltigkeit. Es wäre unnütz, dieselbe im Einzelnen zu verfolgen. Lehrreich sind besonders die Dipteren (Fig. 326 A — D). In keiner natürlichen Insektenordnung sind die Extreme so gross, aber durch so zahlreiche Zwischenstufen vermittelt. Am Anfang der Reihe stehen Dipteren aus der Unterordnung der Nemocera (Culicidae, Culiciformes, Tipulidae, Fungicolae, Beispiel Chironomus) mit sehr wenig concentrirtem Nervensystem (A). Das Bauchmark besteht hier aus dem unteren Schlundganglion, 3 Thoracalganglien und 5—6 Abdominalganglien. Das letzte Thoracalganglion ist nicht ein einfaches Ganglion, sondern es ist mit ihm mindestens ein vorderstes Abdominalganglion verschmolzen. Ebensowenig ist das letzte grösste Abdominalganglion einfach; es besteht vielmehr aus einigen (bei Chironomus wahrscheinlich 2) verschmolzenen Ganglien. Die Concentration des Nervensystems beginnt bei Dipteren in den Familien der Empiden, Asiliden, Thereciden, Xylophagiden, Bibionidae (Beispiel Empis (B), wo die beiden vorderen Brustknoten miteinander verschmelzen, so dass nur noch zwei Thoracalganglien vorhanden sind. (Im Gegensatz zu den Dipteren besteht bei anderen Insekten mit nur 2 Brustknoten, z. B. bei vielen Coleopteren, Lepidopteren und Hymenopteren, der hintere Brustknoten aus den verschmolzenen beiden hinteren Thoracalganglien.) Fig. 326 C (Tabanus) führt uns ein Nervensystem vor, an welchem alle 3 Thoracalganglien zu einem einzigen Brustknoten verschmolzen sind. Ein solches Verhalten findet sich in den Familien der Syrphiden, Stratyomiden und Tabaniden. Die Abdominalganglien zeigen eine Tendenz, sich einander zu nähern und miteinander zu verschmelzen. Den höchsten Grad der Concentration endlich zeigt das Dipterennervensystem bei Musciden, Oestriden und Pupiparen, wo sämmtliche Ganglien des Bauchmarks, mit Ausnahme des unteren Schlundganglions, zu einem grossen Brustknoten verschmolzen sind (Fig. 326 D, Sarcophaga). Von diesem Brustknoten verläuft dann ein medianer Nerv nach hinten bis gegen das Ende des Abdomens und giebt in regelmässigen Abständen Nerven an die Abdominalsegmente ab.

Eine ähnliche Reihe, wie bei den Dipteren, liesse sich auch bei Coleopteren aufstellen, doch geht hier die Concentration sehr selten so weit, wie bei den Dipteren, indem zwar (bei Lamellicorniern) Abdominalganglien fehlen können, aber doch immer 2 Thoracalknoten gesondert bleiben. Ueberall

bei den Insekten, wo gesonderte Abdominalganglien fehlen, sind dieselben mit dem hintersten Brustganglion verschmolzen, von dem die Abdominalnerven dann oft, ähnlich der Cauda equina bei Vertebraten, nach hinten ausstrahlen. Diese Abdominalnerven können aber auch jederseits zu einem abdominalen Längsbündel vereinigt, oder beide Längsbündel zu einem medianen abdominalen Strang verschmolzen sein.

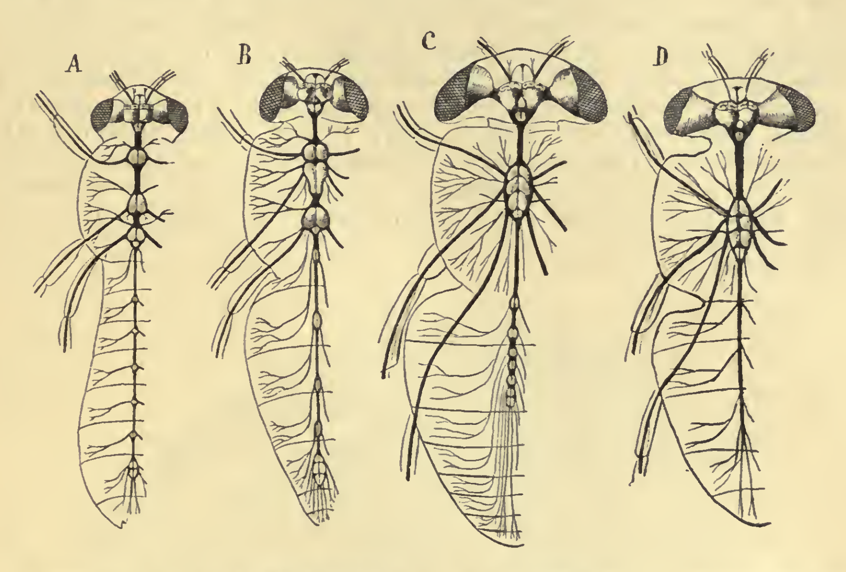


Fig. 326. *A—D* **Das Nervensystem von 4 Dipterenarten**, zur Demonstration des verschiedenen Grades der Concentration desselben. *A* Nicht concentrirtes Nervensystem von **Chironomus plumosus**, mit 3 Thoracal- und 6 Abdominalknoten. *B* Nervensystem von **Empis stercorea**, mit 2 Thoracal- und 5 Abdominalknoten. *C* Nervensystem von **Tabanus bovinus**, mit einem Brustknoten und nahe aneinandergerückten Abdominalganglien. *D* Nervensystem von **Sarcophaga carnaria.** Alle Ganglien des Bauchmarks, mit Ansnahme des überall getrennt bleibenden unteren Schlundganglions, sind hier zu einer einzigen Brnstganglienmasse vereinigt. (Nach E. BRANDT.)

Ein stark concentrirtes Nervensystem besitzen die Rhynchoten, die Mallophagen unter den Corrodentia und die Thysanoptera. Bei manchen Rhynchoten können sämmtliche Bauchganglien, das untere Schlundganglion nicht ausgenommen, zu einer Ganglienmasse verschmelzen, wie dies bei den Cocciden und in etwas geringerem Maasse auch bei den Aphiden der Fall ist. Alle übrigen Insekten besitzen ein nicht oder nur wenig concentrirtes Nervensystem mit gesondertem unteren Schlundganglion, mindestens 2 Brustknoten und mehreren (höchstens 8), selten nur einem Abdominalknoten.

Die volle Zahl der Abdominalganglien findet sich bei keiner Larve und bei keinem erwachsenen Insekt. Doch sind bei Insekten e m b r y o n e n die A n l a g e n voller 10 Abdominalganglien beobachtet.

Aus dem Vorstehenden erhellt, dass die Gliederung des Nervensystems ebensowenig wie der Bau irgend eines anderen Organsystems für sich allein als Criterium für die natürliche Eintheilung der Insekten gebraucht werden kann. Es ist dieselbe höchstens für die Umgrenzung von Unterabtheilungen innerhalb einer jeden Ordnung verwerthbar.

Das Verhalten des Nervensystems der Larve zu dem des erwachsenen Insektes (Imago).

1) Wo das imaginale Nervensystem nicht concentrirt ist, ist das Nervensystem meist auch bei der Larve nicht concentrirt. Damit ist ein ursprüngliches Verhalten gegeben.

2) Wo einzelne Ganglien bei der Imago verschmolzen sind, sind dieselben bei der Larve häufig getrennt. Eine Illustration für dieses Verhalten bietet die Honigbiene. Die Bienenlarve (Fig. 322, pag. 476) besitzt das voll gegliederte Nervensystem: Gehirn, unteres Schlundganglion, 3 Thoracal- und 8 Abdominalganglien. Das letzte Abdominalganglion geht aus 3 beim Embryo getrennten Ganglienanlagen hervor. Die erwachsene Biene (Fig. 321, pag. 475) besitzt Gehirn, unteres Schlundganglion, 2 Thoracalganglien und 4 Abdominalganglien. Das hintere grössere Thoracalganglion besteht aus dem verschmolzenen 2. und 3. Thoracalganglion. Am letzten Abdominalganglion lässt sich die Zusammensetzung aus 3 Ganglien noch deutlich erkennen.

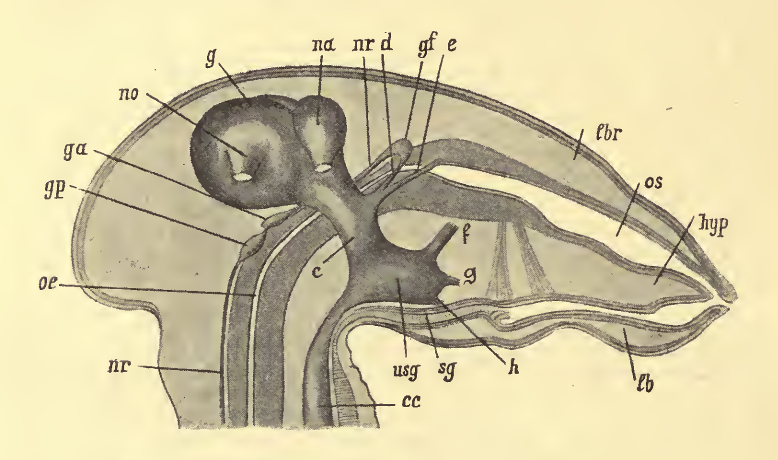


Fig. 327. Medianer Längsschnitt durch den Kopf von Blatta orientalis. Das Nervensystem des Kopfes ist körperlich eingezeichnet. *hyp* Hypopharynx, *os* Mundhöhle, *lbr* Oberlippe, *gf* Ganglion frontale, *g* Gehirn, *na* Wurzel des Antennennerven, *no* Wurzel des Augennerven, *ga* vorderes, *gp* hinteres Ganglion des paarigen Eingeweidenervensystems, *oe* Oesophagus, *c* Schlundcommissur, *usg* unteres Schlundganglion, *cc* Längscommissur zwischen diesem und dem 1. Thoracalganglion, *sg* gemeinsamer Ausführungsgang der Speicheldrüsen, *lb* Unterlippe = 2. Maxillenpaar, *nr* Nervus recurrens, *d* Verbindungsnerv des Frontalganglions mit der Schlundcommissur, *e* Nerv von dieser Commissur zur Oberlippe, *f* Nerv vom untern Schlundganglion zur Mandibel, *g* zur vordern Maxille, *h* zur Unterlippe. (Nach BRUNO HOFER.)

3) Wo das Nervensystem bei der Imago stark concentrirt ist, ist dasselbe sehr häufig (Beispiel Musciden) auch bei der Larve sehr stark concentrirt und zugleich wenig differenzirt. Es handelt sich hier um Zurückverlegung von Imaginalcharakteren auf die Larve.

4) Selten ist das Nervensystem bei der Larve stark concentrirt und bei der Imago nicht concentrirt. Beispiel Myrmeleon. Es handelt sich hier um eine Anpassung an die kurze, gedrungene Körpergestalt der Larve.

5) In vielen Fällen, wo bei der Larve ein scheinbar concentrirtes Bauchmark vorhanden ist, verhält sich die Sache so, dass die Ganglien desselben zwar distinkt sind, aber sehr nahe aneinander liegen. Indem

sie sich bei der Imago von einander entfernen und die Längscommissuren deutlich werden, kommt ein nicht oder weniger concentrirtes imaginales Nervensystem zu Stande.

Das sympathische Nervensystem dürfte bei allen Antennaten vorhanden sein. Es besteht aus einem unpaaren und einem paarigen System. Bei Blatta, deren Eingeweide-Nervensystem (Fig. 327 u. 328) am genauesten untersucht ist, zeigt der unpaare Theil folgende Anordnung. Vor dem Gehirn liegt auf dem Oesophagus ein unpaares Ganglion frontale *gf*, welches Nerven an die Oberlippe und den Oesophagus abgiebt. Es steht jederseits durch einen Nerven mit der Schlundcommissur in Verbindung, von welcher ausserdem noch jederseits ein Nerv zum Oesophagus und zur Oberlippe abgeht. Vom Ganglion frontrale verläuft ein unpaarer medianer Nerv, der Nervus recurrens *nr*, unter dem Gehirn weg an der dorsalen Wand des Oesophagus nach hinten, um vor dem Kaumagen in ein unpaares Magenganglion einzutreten. Aus diesem letztern entspringt ein seitliches Nervenpaar, in dessen Verlauf 2 kleine Ganglien eingeschaltet sind.

Das paarige Eingeweidenervensystem besteht aus 2 dem Oesophagus aufliegenden Ganglienpaaren *ga* und *gp*, von denen das vordere vom Gehirne bedeckt ist. Sie stehen mit einander, mit dem Nervus recurrens und mit dem Gehirn durch Anastomosen in Verbindung. Der Nervus recurrens und die paarigen Ganglien entsenden Nervenzweige an den Oesophagus und zu den Speicheldrüsen.

Ausserdem können bei Insekten noch sympathische Brust- und Abdominalganglien paarig oder unpaar vorkommen. Es kann auch der paarige Theil des Eingeweidenervensystems fehlen.

Bei Lepidopteren findet sich dicht über dem abdominalen Theil des Bauchmarks ein bindegewebiger Längsstrang, welcher eine Bildung des Neurilemms des Bauchmarks zu sein scheint. Es heften sich an ihn Muskeln an, welche zum benachbarten ventralen Exoskelet laufen. Man hat den Strang, dessen Bedeutung noch nicht genügend aufgeklärt ist, als supra-spinale Chorda bezeichnet. Mit der Wirbelthierchorda hat er nichts zu thun.

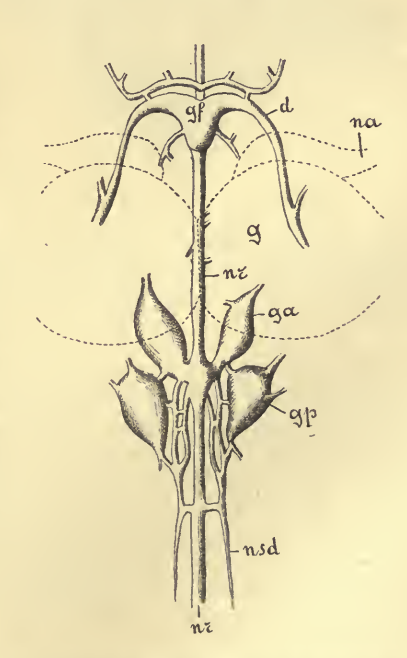


Fig. 328. **Vorderer Theil des paarigen und unpaaren Eingeweidenervensystems von Blatta orientalis**, von oben gesehen. Die Conturen des Gehirns (*g*) und der Wurzel der Antennennerven (*na*), welche einen Theil des sympathischen Nervensystems bedecken, sind durch punktirte Linien angedeutet. Bedeutung der Buchstabenbezeichnungen wie in Fig. 327. *nsd* Speicheldrüsennerven. Der Nervus recurrens (*nr*) würde weiter hinten in ein unpaares Magenganglion eintreten. (Nach Bruno Hofer.)

VI. Sinnesorgane.

A) Augen.

Wir können die einlinsigen Augen oder Ocellen von den viellinsigen oder zusammengesetzten Augen (Facettenaugen) unterscheiden. Die Myriapoden besitzen Ocellen auf der Rückenseite des Kopfes, und zwar gewöhnlich in grösserer Anzahl jederseits in einem Haufen dichtgedrängt zusammenstehend. Nur Scutigera besitzt jederseits ein zusammengesetztes Auge, das aber in mancher Beziehung in seinem Baue von dem zusammengesetzten Auge der Insekten abweicht.

Die meisten Hexapoden haben im erwachsenen Zustande sowohl Ocellen als Facettenaugen. Die kleinen Ocellen liegen dann gewöhnlich in der Dreizahl auf dem Scheitel des Kopfes zwischen den beiden grossen Facettenaugen. Die Larven besitzen nur Ocellen, die häufig in grösserer Zahl auftreten. Selten kommen Ocellen bei erwachsenen Hexapoden allein (ohne Facettenaugen) vor, so bei den Collembola unter den Apterygoten, ferner bei den Läusen (Pediculiden) und Flöhen (Aphaniptera). Ocellen fehlen im erwachsenen Zustande bei den Dermapteren, unter den Orthopteren bei den Locustiden, unter den Rhynchoten bei den Hydrocoren, unter den Lepidopteren bei den Geometrinen und Rhopaloceren, welche also im erwachsenen Zustande nur Facettenaugen besitzen.

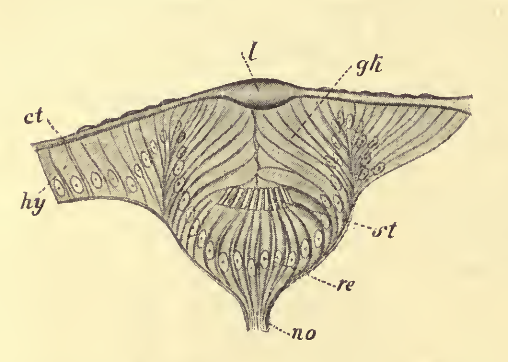


Fig. 329. **Durchschnitt durch einen Ocellus einer jungen Dytiscuslarve** (nach Grenacher). *ct* Chitincuticula, *l* Cuticularlinse, *gk* Glaskörperzellen, *hy* Hypodermis, *st* Stäbchen, *re* Retinazellen, *no* Augennerv.

Bau der Ocellen. Sehr instructiv sind die einfach gebauten Ocellen der Dytiscuslarven (Fig. 329). Ueber dem Ocellus ist das Chitin zu einer Linse verdickt. Darunter ist die Hypodermis grubenförmig eingesenkt. Die auf dem Boden dieser Grube stehenden Hypodermiszellen bilden die Retina des Auges. Jede Retinazelle steht mit einer Nervenfaser in Verbindung, enthält Pigment und setzt sich nach aussen gegen die Linse zu in ein Stäbchen fort. Die am Rande der Augengrube stehenden Zellen sind in ihrem äusseren Theile pigmentfrei und drängen sich wie ein Propf zwischen Retina und Linse ein, eine Art Glaskörper bildend. Aehnlich gebaut sind die Ocellen anderer Insekten und der Myriapoden, mit dem Unterschied, dass sie meist vollständig abgeschnürte Bläschen darstellen, über welche unter der Linse die Hypodermis (als sogenannter Glaskörper) hinwegzieht.

Der Bau der zusammengesetzten Augen stimmt im Grossen und Ganzen mit dem der zusammengesetzten Krebsaugen überein (vergl. pag. 362—364). Für jedes Einzelauge ist stets eine biconvexe Cornealinse vorhanden. Man unterscheidet eucone und acone Augen, je nachdem die Krystallzellen Krystallkegel bilden (wie bei den

Krebsen) oder nicht. Acone Augen finden sich bei den Coleopteren (excl. Pentameren), bei den Heteropteren, den Tipulariden unter den Dipteren und den Dermapteren. Beim aconen Typus (Beispiel Tipula) ist jede Cornealinse von der benachbarten durch eine stark pigmentirte Zone getrennt. Unter jeder Linse liegt eine kegelförmige, aus 4 Zellen gebildete Krystallzellengruppe, deren (proximale) Spitze zwischen zwei Pigmentzellen eingesenkt ist. An sie schliesst sich die aus 7 Zellen (6 Randzellen und 1 Achsenzelle) gebildete Retinula an. Jede Retinulazelle enthält in ihrem proximalen Theile den Kern, im distalen ein Stäbchen (Rhabdomer). Die Einzelaugen sind von einander durch Pigmentzellen getrennt.

Die Augenganglien (Ganglion opticum und Retinaganglion) zeigen bei den Insekten eine sehr complicirte Anordnung ihrer Elemente.

Der Ocellus und das Facettenauge. Es fehlt nicht an Versuchen, diese beiden Augenformen auf einander zurückzuführen. Nach derjenigen Ansicht, die am meisten Anklang gefunden hat, müsste man beide Augenformen von einem Urauge ableiten, welches dem Einzelauge (Ommatidium) des aconen Auges von Tipula ähnlich war. Eine Vermehrung der Elemente dieses Urauges führte zur Bildung des Ocellus, eine Vermehrung der Zahl der Uraugen und nahe Aneinanderlagerung derselben führte zur Bildung des zusammengesetzten Facettenauges. Für eine solche Entstehungsweise des Facettenauges sind die Gruppen dicht stehender Einzelaugen der Myriapoden und das zusammengesetzte Auge von Scutigera als Paradigmata angeführt worden. Doch lassen sich mehrere Thatsachen aus der Ontogenie der Augen und ganz besonders das Verhalten der Mittelaugen des Scorpions mit dieser Ansicht schwer in Einklang bringen. Ein solches Scorpionsauge besitzt nämlich einerseits nur eine Linse, während anderseits doch die Retinaelemente zu Retinulae gruppirt sind.

In der ganzen Frage nach dem feineren Bau und der morphologischen Bedeutung der Arthropodenaugen ist das letzte Wort wohl noch nicht gesprochen, und es muss hier kurz auf eine ganz neue Auffassung hauptsächlich des Facettenauges hingewiesen werden. Nach dieser Auffassung besteht das zusammengesetzte Auge aus 2 Schichten, erstens einer die einzelnen Cornealinsen abscheidenden Hypodermisschicht und zweitens der darunter liegenden Schicht der Einzelaugen. Diese Schicht soll aus einer einzigen Lage bestehen, indem die als Krystallzellen, Retinulazellen, Pigmentzellen bezeichneten Elemente der Einzelaugen mit feinen Fortsätzen die ganze Dicke der Schicht durchsetzen (Fig. 330 A). Die Rhabdome und die sie bildenden Rhabdomeren sind nicht Ausscheidungsprodukte der Retinula, sondern gehören, wie die Krystallkegel, zu den Krystallkegelzellen, die als Retinophorae bezeichnet werden. Die Krystallkegel sind die eigentlichen lichtempfindlichen Elemente. Die Retinophoren sind von Pigmentzellen umgeben. Ein proximaler (innerer) Kranz dieser Zellen entspricht den sogenannten Retinulae, doch setzen sich auch diese Zellen durch feine Fortsätze nach aussen bis zur Hypodermis fort. Figur 330 A illustrirt diese Auffassung. Die Schicht der Einzelaugen soll der hinteren Wand einer Augenblase entsprechen, welche sich als Ectodermgrube anlegt und später abschnürt. Das ganze zusammengesetzte Auge wäre demnach ein modificirter und differenzirter Ocellus, an welchem die Epithelzellen der hinteren, proximalen Wand der Augengrube sich zu Retinophorae und Pigmentzellen differenziren und zu Ommatiden gruppiren (wie im Mittelauge

des Scorpions), und an welchen die über die Augenblase hinwegziehende Hypodermis, anstatt nur eine Cuticularlinse zu bilden, zahlreiche solche Linsen erzeugt, welche als Corneafacetten der Zahl und Lage nach den Ommatidien entsprechen. Die Ocellen selbst wieder lassen sich mit ähnlich gebauten (als Ectodermeinstülpungen entstehenden) Sehwerkzeugen von Anneliden und Mollusken vergleichen.

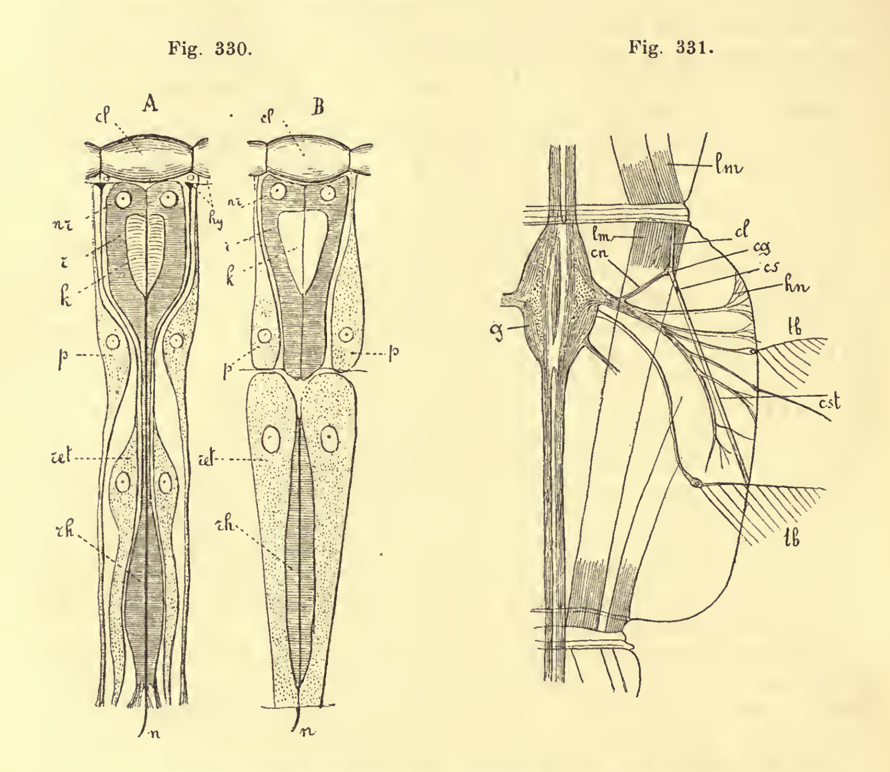


Fig. 330. **Der Bau eines Ommatidiums (Einzelauge)** des Facettenauges: ***A*** nach der Ansicht von PATTEN, ***B*** nach der Ansicht von GRENACHER. *cl* Cuticulare Cornealinse, *hy* Hypodermiszellen der Cornealinsen, *r* Retinophorae = Krystallzellen, *nr* Kerne derselben, *k* Krystallkegel, *p* Pigmentzellen, *ret* Retinulae, *rh* Rhabdom, *n* Nerv. Nach PATTEN (***A***) wäre das Ommatidium, abgesehen von der Corneahypodermis, einschichtig, indem alle Elemente desselben vermittelst dünner Fortsätze die ganze Länge desselben von der Basis bis zur Cornealinse durchziehen; nach GRENACHER wäre das Ommatidium, abgesehen von der Cornea, zweischichtig.

Fig. 331. **Rechte Hälfte des 8. Rumpfsegmentes einer ältern Larve von Corethra plumicornis; Nervensystem und Sinnesorgane** (nach V. GRABER). *g* Ganglion des Bauchmarks, *lm* Längsmuskeln, *cn* Chordotonalnerv, *cl* Chordotonalligament, *cg* Chordotonalganglion, *cs* Stifte des Chordotonalorganes, *cst* Chordotonalendstrang, *tb* Tastborsten, *hn* ausfasernde Hautnerven.

Wenn sich diese neue Auffassung des Facettenauges als richtig erweisen sollte, wenn die sogenannten Krystallkegel wirklich keine lichtbrechenden Organe sind, sondern die eigentlichen lichtempfindenden Endapparate des Sehnerven darstellen, so wäre dies für die Theorie des Sehens des Facettenauges von weittragender Bedeutung.

B) Gehörorgane.

Bei den Insekten kommen in den verschiedensten Körpertheilen eigenthümliche, offenbar sensible Nervenendigungen vor, die folgendermaassen gebaut sind. Eine periphere Nervenfaser tritt in eine Ganglienzelle ein, welche sich ihrerseits durch einen schlanken, gestreckten und gespannten Schlauch mit der Haut verbindet. Aus der Ganglienzelle tritt ein Achsenfaden in den Schlauch ein, um in diesem mit einem Endstift zu endigen. Der den Stift bergende Schlauch wird als Scolopophor bezeichnet und der Theil desselben, der sich an das Integument ansetzt, als Endschlauch. Selten kommt ein Scolopophor mit der dazu gehörigen Ganglienzelle allein vor, meist finden sich Scolopophoren in gösserer oder

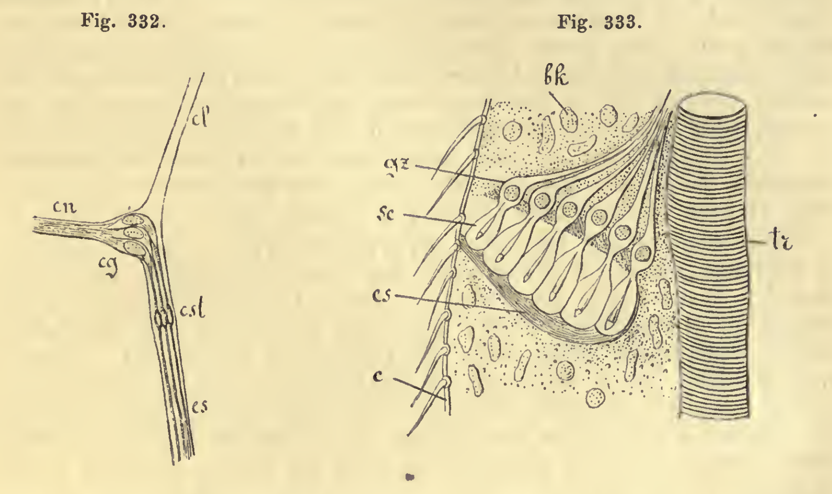


Fig. 332. Das **Chordotonalorgan** der Fig. 331, stärker vergrössert. *cl* Chordotonalligament, *cn* Chordotonalnerv, *cg* Chordotonalganglion, *cst* Chordotonalstifte, *es* Endschlauch.

Fig. 333. Sogenanntes **subgenuales Chordotonalorgan in der Tibia des Mittelbeines von Isopteryx apicalis** (Perlide) (nach V. Graber). *tr* Trachee, *bk* Blutkörperchen, *gz* Nervenzellen, *sc* Scolopophoren mit ihren Stiften, *es* Endfaserstrang, sich an die Haut (*c*) ansetzend.

geringerer Zahl vereinigt (Fig. 331, 332 u. 333). Sind wenige Scolopophoren vorhanden, so sind die Endschläuche zu einem Bündel zusammengepackt, finden sich viele solcher Scolopophoren, so verlaufen die Endschläuche meist isolirt, entweder unregelmässig oder fächerförmig oder strahlenförmig u. s. w. an das Integument. — Diese eigenthümlichen Sinnesorgane werden als Chordotonalorgane bezeichnet und als Gehörorgane gedeutet. Ein Chordotonalorgan kann einfach in direkter Verlängerung seines Nerven sich mit der Haut in Verbindung setzen oder es kann dasselbe rechtwinklig gegen den Nerven geknickt sein und dem Integument parallel verlaufen (Fig. 331). In diesem letzteren Falle, welcher da vorkommt, wo die Endschläuche des Chordotonalorganes zu einem Schlauche vereinigt sind, steht die geknickte Stelle durch einen zweiten Schlauch, das sogenannte Chordotonalligament, mit dem Integumente in Verbindung. Das Chordotonalorgan bildet dann mit dem Chordotonalligament zusammen eine zwischen zwei Hautstellen eines und desselben Segmentes ausgespannte Saite, an welche an einer Stelle, unter Bildung der End-

ganglienzellen, der Nerv herantritt. Geräth das Hautskelet in Schallschwingungen, so schwingt die Chordotonalsaite und der in ihr befindliche Apparat von Nervenendstiften mit, und es kann eine Schallempfindung zu Stande kommen.

Chordotonalapparate, die in ihrem Baue sehr zahlreiche Variationen darbieten, kommen in allen Ordnungen der geflügelten Insekten vor und finden sich in den verschiedensten Körpertheilen, im Stamm, in den Beinen, in den Flügeln, in den Mundtheilen und Antennen. Bei einem und demselben Thier können sie in verschiedenen Körpertheilen und in verschiedener Form auftreten.

In den Flügeln, besonders aber in den Halteren oder Schwingkölbchen der Dipteren (winzige, umgewandelte Hinterflügel) stehen sie mit eigenthümlichen Poren- und Papillenfeldern des Hautskeletes in Verbindung. Immer sind die Chordotonalorgane oberflächlich gelagert. Ein Chordotonalorgan spannt sich ferner nie zwischen zwei Hautstellen benachbarter, gegen einander beweglicher Glieder des Stammes oder der Gliedmaassen aus, sondern verläuft immer innerhalb eines und desselben Gliedes oder Segmentes, wird also durch die Bewegungen der Thiere nicht beeinträchtigt. Die Chordotonalnerven stammen immer aus dem zu ihrem Körpersegment gehörigen Ganglion. Die Beobachtungen über chordotonale Sinnesorgane sind bis jetzt vorzüglich an Larven von Insekten angestellt worden.

Die schon lange bekannten T y m p a n a l o r g a n e der springenden Orthopteren (Saltatoria) stimmen mit den Chordotonalorganen im feineren Bau der Nervenendigungen überein. Diese Uebereinstimmung war es, welche zu der Annahme führte, dass auch die sogenannten Chordotonalorgane Gehörorgane seien, denn die tympanalen Organe der Saltatorien werden schon längst allgemein als Gehörorgane betrachtet, obschon die Thiere fortfahren zu hören, wenn man die betreffenden Organe exstirpirt. Da neben den tympanalen auch chordotonale Organe vorkommen, so dürfte diese Thatsache für die akustische Leistung der zuletzt genannten Organe sprechen.

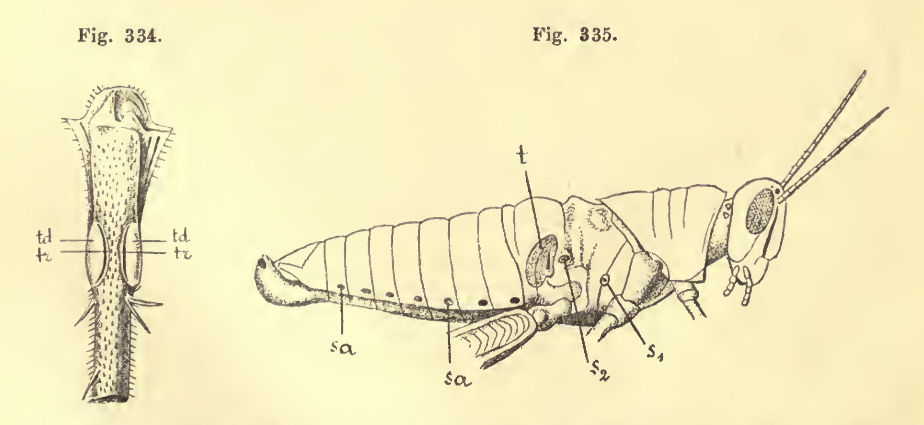


Fig. 334. **Tibia des Vorderbeines von Locusta viridissima.** *td* Trommelfelldeckel, *tr* Ritze zwischen Trommelfell und dem es bedeckenden Deckel. (Nach V. Graber.)

Fig. 335. **Seitenansicht von Acridium tartaricum.** s_1 Stigma des Mesothorax, s_2 Stigma des Metathorax, *sa* Stigmata des Abdomens, *t* Trommelfell des tympanalen Gehörorgans (Nach Fischer.)

Die Scolopophoren sind bei den Saltatorien sehr zahlreich (über 100). Ihre Endschläuche setzen sich bei den Feldheuschrecken (Acridiidae) von innen an die Hypodermis von Hautskeletstellen an, welche gegenüber dem umgebenden Exoskelet membranartig verdünnt erscheinen und als Trommelfelle (Tympana) bezeichnet werden (Fig. 334 und 335). Ein solches Trommelfell kann sogar zwischen einem verdickten Skeletrahmen ausgespannt sein, und das Integument kann, einem äusseren Ohre vergleichbar, in Form einer deckelartigen Falte zum Schutze des Trommelfells über dasselbe vorwachsen. Ein Tracheenstamm erweitert sich unter dem Trommelfell zur Bildung einer Blase, die mit einer Paukenhöhle verglichen wurde. Zwischen Blase und Trommelfell liegt eben der Nervenendapparat, das sogenannte Müller'sche Ganglion mit den Scolopophoren, deren Endschläuche sich an eigenthümliche innere Fortsätze in der Mitte des Trommelfells anheften. Durch besondere Muskeln kann das Trommelfell gespannt werden. Bei den Grylliden und Locustiden setzen sich die Endschläuche der Scolopophoren nicht an das Trommelfell selbst, sondern oberhalb desselben an das Integument an. Die Locustiden besitzen ausser dem Müller'schen Ganglion mit seinen Scolopophoren noch ein Band von etwas abweichend gestalteten Scolopophoren, welches der als Resonanzkasten fungirenden Trachealblase aufliegt.

Die tympanalen Gehörorgane der Saltatoria liegen entweder (Acridien Fig. 335) in einem Paar zu Seiten des ersten Abdominalsegmentes oder (Grylliden, Locustiden Fig. 334) an den Schienen der Vorderbeine. Im letzteren Fall finden sich an jeder Schiene gewöhnlich 2 einander gegenüberliegende Trommelfelle.

(Zwischen den Basalstücken der Maxillen der Chilopodengattung Scutigera liegt jederseits eine Tasche, auf deren Boden sich dichtgedrängte Plättchen und Haare in die Höhlung erheben. Die Plättchen und Haare stehen auf ebenso dichtgedrängten Falten der Cuticula des Taschengrundes. Man vermuthet in diesem noch näher zu untersuchenden Gebilde ein Gehörorgan.)

C) Geruchsorgane, Geschmacksorgane.

Der Sitz des Geruchssinnes ist, ähnlich wie bei den Krebsen, in den Antennen (vielleicht daneben auch in den Maxillarpalpen) zu suchen, die auch bei den Insekten recht häufig beim männlichen Geschlecht stärker entwickelt sind als beim weiblichen. Als specifische Geruchsorgane gelten kurze, oft zapfen-, kegel- und kolbenförmige, an der Spitze meist offene Fortsätze, welche entweder frei, oder im Grunde von Grübchen, an den Antennen sich finden. Unter jedem Riechzapfen besitzt die Cuticula einen Porus, durch welchen in den Zapfen hinein Fibrillen eines hypodermalen Ganglions hineintreten (Fig. 336). Aehnliche Endapparate, welche an der Zungenbasis,

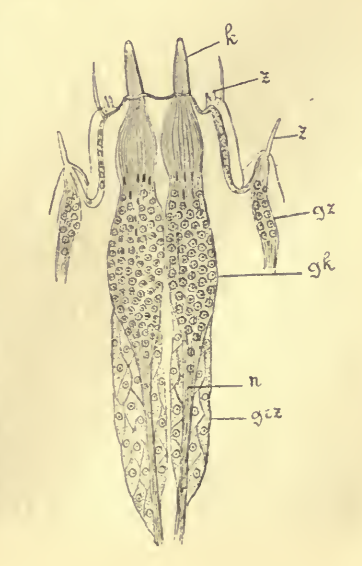


Fig. 336. Als Geruchsorgane gedeutete Sinnesorgane am Ende der Antennen von Iulus sabulosus, auf einem Längsschnitt durch die Antenne. *k* Sinneskegel, *z* Sinneszapfen, *gk* Ganglien der Sinneskegel, *gz* Ganglien der Sinneszapfen, *n* Nerv, *grz* grosse Zellen an den Ganglien der Sinneskegel. (Nach v. Rath.)

Zungenspitze und an der Unterseite der Maxillen von Hymenopteren, an den Innenflächen der Labellenkissen des Fliegenrüssels und am Gnathochilarium von Diplopoden zur Beobachtung gelangten, sind vielleicht als Geschmacksorgane zu deuten. Specifische Tastorgane sind längere, einfache oder gefiederte Borsten (Fig. 331, pag. 486), die überall an der Körperoberfläche, ganz besonders aber an den Fühlern und Maxillarpalpen der Antennaten, an den Labellenkissen des Fliegenrüssels u. s. w. vorkommen. Von einer hypodermalen Ganglienzelle tritt ein Achsenfaden in das Tasthaar ein und durchzieht dasselbe.

VII. Das Circulationssystem

verhält sich bei den Antennaten äusserst einfach. Das farblose oder hellgelbe oder hellgrüne Blut, welches amöboide Blutkörperchen enthält, bewegt sich in besonderen Stromrichtungen im Lacunensystem (Leibeshöhle) des Körpers. Seine Circulation wird unterhalten durch die Contractionen eines contractilen Rückengefässes (Rückenherz), welches bei dem äusserst reducirten Zustand des arteriellen Gefässsystems für sich allein fast den ganzen eigenwandigen Theil des Circulationssystems darstellt. Das Rückengefäss ist ein über dem Darm in der Längsrichtung verlaufender zarter Schlauch, welcher aussen und innen von wahrscheinlich elastischen Membranen ausgekleidet ist. Zwischen beiden Membranen verläuft ein System zarter Muskelfasern, die einen vorwiegend circulären, bisweilen einen gekreuzten Verlauf nehmen. Das Rückengefäss zerfällt in segmentale hintereinander liegende Kammern, an deren Grenze Klappenvorrichtungen angebracht sind, die bei der von hinten nach vorn fortschreitenden Contraction des Rückengefässes ein Zurückströmen des Blutes von den vorderen in die hinteren Kammern verhindern. Das Rückengefäss ist mit paarigen seitlichen Spaltöffnungen, Ostien, versehen, welche, wie es scheint, meist intersegmental gelagert, eine offene Communication zwischen dem umgebenden Abschnitt der Leibeshöhle und dem Innern des Herzschlauches herstellen. Es kann in verschiedener Weise durch Muskelfäden mit benachbarten Theilen, Darm, Rückenintegument u. s. w., verbunden sein. Besonders constant treten paarige sogenannte Flügelmuskeln auf, welche, von fast dreieckiger Gestalt, sich mit ihrem verjüngten Ende an die latero-dorsale Leibeswand ansetzen, während ihr breites Ende sich an den Herzkammern befestigt. Diese Flügelmuskeln bilden zusammen eine unvollkommene horizontale Scheidewand über dem Darme, welche einen dorsalen Sinus begrenzt, in dem das Herz liegt. Man kann diesen Sinus als Pericardialsinus bezeichnen. Die Scheidewand ist nach oben gewölbt, contrahiren sich die Flügelmuskeln, aus denen sie besteht, so wird sie gespannt und flach, das Pericard wird dabei geräumiger und es strömt Blut in dasselbe aus der übrigen Leibeshöhle ein. Früher glaubte man, dass die Flügelmuskeln dazu dienen, das Herz zu erweitern. Diese Erweiterung scheint aber bloss eine Folge der Elasticität der Herzwand zu sein. Doch bedarf der ganze Bewegungsmechanismus einer erneuten Untersuchung.

Das Herz ist hinten blindgeschlossen, setzt sich aber nach vorn in eine Aorta fort, welche das Blut in das Lacunensystem des Körpers entleert. Bisweilen ist ein ventraler, das Bauchmark umgebender Sinus besonders deutlich zu unterscheiden (bei Myriapoden, Orthopteren und vielleicht auch bei gewissen Apterygoten), in welchem das Blut von vorn

nach hinten strömt. Ein demjenigen von Peripatus ähnlicher Herznerv ist hie und da zur Beobachtung gelangt.

Myriapoda (Fig. 337). Das Herz durchzieht den ganzen Körper und besitzt so viele Kammern und Flügelmuskelpaare, als Rumpfsegmente vorhanden sind. Aus der vordersten Kammer entspringt eine Aorta, welche sich im Kopfe in 3 Aeste theilt. Bei Iuliden und Scolopendriden sollen in der Nähe der Spaltöffnungen seitliche Arterien abgehen.

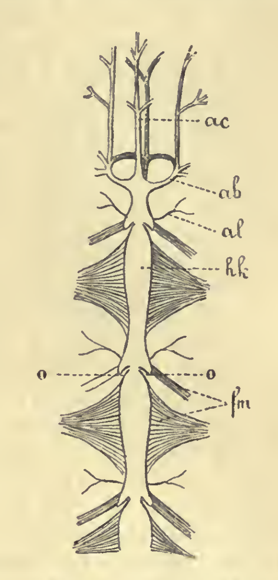


Fig. 337. **Vorderes Ende des Herzens von Scolopendra** (nach NEWPORT). *ac* Arteria cephalica, *ab* Arterienbogen, *al* laterale Arterien, *hk* Herzkammer, *o* Ostien des Herzens, *fm* Flügelmuskeln desselben.

Hexapoda. Apterygota. Das Herz besteht bei den Thysanuren aus 9 Kammern und besitzt 9 Ostienpaare und 9 Paar schwach ausgebildete Flügelmuskeln, die höchste Zahl, welche bei Hexapoden erreicht wird. Es erstreckt sich nach vorn bis in das letzte oder sogar vorletzte Thoracalsegment, eine wichtige Thatsache, da bei allen geflügelten Insekten mit einziger Ausnahme einzelner Orthopteren (Blatta) das Herz ausschliesslich auf das Abdomen beschränkt ist. Die Aorta der Thysanuren ist, da das Herz sich so weit nach vorn erstreckt, kurz. Die Zahl der Herzkammern und Ostienpaare ist bei den Collembola reducirt (5 bei Macrotoma).

Pterygota. Das Herz ist mit Ausnahme einzelner Orthopteren auf das Abdomen beschränkt und besitzt höchstens 8 Ostienpaare. Die Zahl der Ostienpaare, Flügelmuskelpaare und Herzkammern kann sich in ähnlicher Weise reduciren wie die Zahl der Ganglienknoten des Bauchmarks. Die Aorta durchzieht den Thorax und lässt sich bis in den Kopf verfolgen.

Bei Lepidopteren bildet die Aorta im Thorax eine dorsalwärts gerichtete Schlinge mit ansehnlicher Erweiterung (Fig. 349, pag. 503, *ac*). In einzelnen Fällen hat man Verzweigungen der Aorta im Kopf beobachtet. Bei Ephemeridenlarven treten von der letzten Herzkammer aus eigenwandige Blutgefässe in die drei Schwanzborsten ein. Die Klappen zwischen der letzten und vorletzten Herzkammer sind hier so gestellt, dass sie einen Rücktritt des Blutes aus der letzten in die vorletzte verhindern. Bei der Contraction der letzten Kammer wird deshalb das Blut in die drei Arterien der Schwanzborsten hineingetrieben.

Das Fehlen eines entwickelten arteriellen Gefässsystems wird compensirt, resp. bedingt durch die ausserordentlich reiche Verästelung der Athmungswerkzeuge (Tracheen), welche dem alle Organe bespülenden Blut Sauerstoff zuführen.

Während sonst bei den höheren Thieren das Blut gewöhnlich in besonderen geschlossenen Bahnen den localisirten Sitz der Athmungsprocesse aufsucht, suchen hier im Gegentheil die Athmungsorgane das Blut und das Blutgewebe auch in den letzten Winkeln des Körpers auf.

VIII. Fettkörper, Leuchtkörper.

In der Leibeshöhle liegt eine Masse grosser, mit Fetttröpfchen erfüllter Zellen, die zusammen den sogenannten Fettkörper bilden. Dieser ist verschieden gestaltet, bedeckt innere Organe, die in ihn eingehüllt erscheinen, bildet eine Schicht unter der Haut u. s. w. Er ist besonders bei den Larven sehr stark entwickelt und stellt einen Reservefonds von Nahrung dar, welcher bei der Metamorphose, bei der Erzeugung und Reifung der Geschlechtsprodukte u. s. w. in Anspruch genommen wird. Der Stoffwechsel im Fettkörper ist ein sehr reger, wie die Thatsache beweist, dass seine Zellen oft zahlreiche Harnsäureconcremente enthalten. In einzelnen Fällen hat man nachgewiesen, dass der Fettkörper bei der Larve fettreich und arm an Harnsäure-Concrementen, bei der Imago fettarm und reich an Harnsäure-Concrementen ist.

Es giebt Käfer, welche entweder am Abdomen (Lampyriden) oder an der Brust (einzelne Elateriden, Pyrophorus) intensiv leuchtende Stellen besitzen. Der Sitz des Leuchtens ist ein Leuchtorgan, das morphologisch als ein speciell differenzirter Theil des Fettkörpers betrachtet werden muss. Die Zellen dieses Leuchtkörpers sondern — unter Kontrolle des Nervensystems — einen Stoff ab, welcher unter Leuchterscheinungen verbrannt wird, und zwar durch den Sauerstoff, welchen die im Leuchtkörper sich stark verästelnden und in Capillaren auflösenden Tracheen den Zellen das Leuchtkörpers zuführen. Eine schwach leuchtende, dorsale Schicht des bei den Lampyriden unter der Bauchdecke des zweit- und drittletzten Abdominalsegmentes liegenden Leuchtorgans enthält sehr zahlreiche harnsaure Concremente.

Andere in der Leibeshöhle vorkommende Zellelemente, von denen eine Kategorie als bisweilen fetthaltige Pericardialzellen an den Flügelmuskeln des Herzens liegt, können hier nicht näher berücksichtigt werden. Sie bilden mit den Blutkörperchen und dem Fettkörper zusammen das sogenannte Blutgewebe.

IX. Die Respirationsorgane.

A) Das Tracheensystem.

Die Athmungsorgane der Antennaten sind luftführende Kanäle (Tracheen), welche einerseits durch paarige, streng segmental angeordnete äussere Oeffnungen (Stigmen) mit der Aussenwelt communiciren, andererseits durch gewöhnlich sehr zahlreiche und sich in feinste Capillaren auflösende Verästelungen sich überall im Körper und seinen Anhängen ausbreiten und zwischen die verschiedenen Organe, ja zwischen die Bestandtheile der Organe eindringen. Die Structur der Tracheen ist überall im Wesentlichen die nämliche, mögen wir einen Hauptstamm oder einen feinen Endzweig ins Auge fassen. Innen ist die Trachea (Fig. 338) von einer chitinigen Intima ausgekleidet, welche eine Fortsetzung der äusseren Chitinhaut des Körpers ist und wie diese bei der Häutung abgeworfen wird. Die Intima ist in einer spiralig verlaufenden Linie verdickt. Dieser chitinige Spiralfaden dient hauptsächlich dazu, die Tracheen offen zu halten. Die Intima ist aussen umkleidet von einer Zelllage, an der die Zellgrenzen oft nicht nachweisbar sind. Die Zelllage stellt das Epithel dar, welches die Intima ausscheidet, und ist

eine Fortsetzung der äusseren Hypodermis. Die äusseren Oeffnungen des Tracheensystems, die sogenannten Stigmen, zeigen in ihrem speciellen Verhalten eine wunderbare Mannigfaltigkeit. Bald liegen sie offen zu Tage, bald mehr versteckt in Hautfalten, bald bedeckt von den Flügeldecken (Coleopteren). Vom Rande des Stigma ragen oft Borsten über dasselbe vor, welche in der zierlichsten Weise verästelt oder gefiedert sein können, so dass sie eine Art Reusenapparat darstellen, der beim Eintreten der Luft Fremdkörperchen, Staub u. s. w. zurückhält. Oft auch ist die äussere Oeffnung selbst eng, spaltförmig, in andern Fällen dagegen ist sie gross, aber von einer siebartig durchbrochenen Membran überspannt. Unter jedem Stigma, am Anfang eines jeden Haupttracheenstammes findet sich ein hier nicht näher zu beschreibender Verschlussapparat, an welchen Nerven herantreten und durch welchen die Tracheen nach aussen vollständig abgeschlossen werden können. Die Luft wird in den Tracheen hauptsächlich durch die Athembewegungen des Abdomens (bei den Hexapoden) erneuert, welche durch die Contractionen dorsoventral verlaufender Muskelfasern bewerkstelligt werden. Bei der Contraction des Abdomens (Exspiration) werden die Tracheen mit comprimirt, und die Luft durch die Stigmen ausgetrieben oder (vornehmlich wenn die Stigmen geschlossen sind) in das Tracheensystem der Brust, des Kopfes und der Extremitäten hineingedrängt. Bei der Erweiterung des Abdomens (Inspiration) tritt wieder neue Luft von aussen in die Tracheen ein, wobei das elastische Spiralfadengerüst der Luftröhren eine wichtige Rolle bei der Erweiterung derselben spielt.

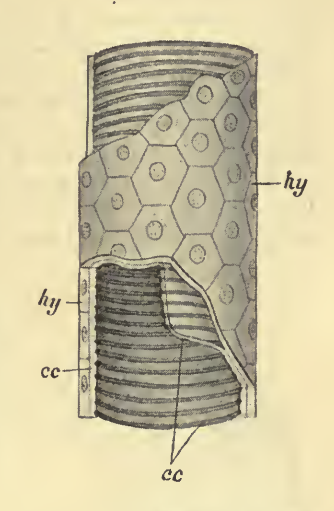


Fig. 338. **Bau einer Trachee, schematisch. Oben und unten ist ein Stück Epithel von den Tracheen entfernt, unten ist ferner auch ein Stück der chitinigen Intima abgebrochen gedacht.** *hy* **Tracheenepithel = Tracheenhypodermis = Matrix der chitinigen Intima** *cc*, **in welcher der spiralig verlaufende Verdickungsstreifen (Spiralfaden) zu sehen ist.**

Man ist zu der Annahme berechtigt, dass das Tracheensystem der Antennaten ursprünglich aus ebensovielen Paaren isolirter Tracheenbüschel und Stigmen bestand, als Körpersegmente vorhanden waren, das Aftersegment abgerechnet. Ueberall aber traten, und zwar zunächst am vordersten und am hintersten Leibesende, Reductionen ein, die bis zur Reduction der Stigmen auf ein Paar führen konnten, und es erlitt das Tracheensystem Modificationen, von denen die wichtigste eine Verbindung der verschiedenen ursprünglich von einander getrennten Tracheenbüschel durch Quer- und Längsanastomosen ist.

Mit Rücksicht auf die zerstreute, unregelmässige Ausmündung der Tracheen bei den Protracheaten ist darauf hinzuweisen, dass die Verhältnisse des Tracheensystems aller Antennaten auf eine streng segmentale Ausmündung der Tracheen bei der Stammform derselben hinweisen. Nie kommt bei Antennaten mehr als ein Tracheenpaar auf ein Segment.

Myriapoda.

Die ursprünglichsten Verhältnisse finden wir bei den Diplopoden, wo auf jedes Rumpfsegment ein Paar Stigmen und ein Paar Tracheenbüschel kommt. Jedes Doppelsegment hat also 2 Paar Stigmen und 2 Paar Tracheenbüschel. Die einzelnen Tracheenbüschel stehen nicht mit einander durch Anastomosen in Verbindung. Jedes Stigma führt in eine Tracheentasche, deren Grund in spitze Hörner ausgezogen ist, in welche die zahlreichen, aber unverästelten Tracheen einmünden. Verästelte Tracheen scheinen nur bei Glomeriden vorzukommen.

Das Tracheensystem der Chilopoden zeigt dadurch, dass die Tracheen sich stark verästeln und dass die zu einem Stigma gehörenden Tracheengruppen mit einander durch Quer- und Längsanastomosen in Verbindung treten, ein abgeleitetes Verhalten. Nur bei den Geophiliden und Plutonium erhält sich an jedem beintragenden Rumpfsegment, mit Ausnahme des ersten und des letzten, ein Stigmenpaar. Bei den Lithobiusarten und

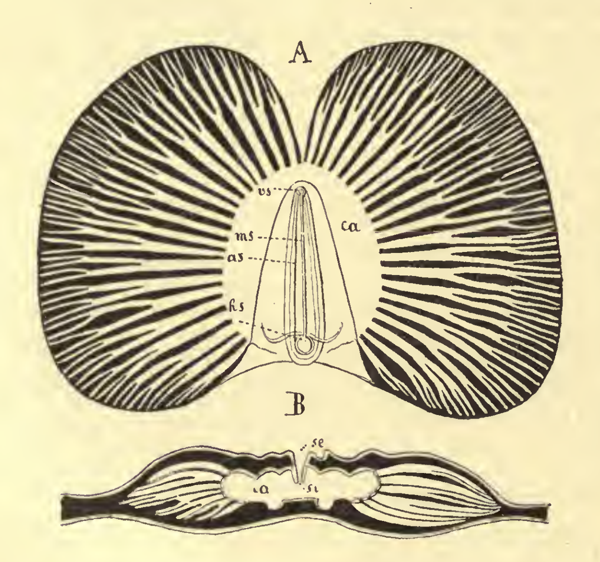


Fig. 339. **Tracheenmasse einer Rückenplatte von Scutigera coleoptrata.** *A* von oben; *B* im Querschnitt (durch die intersegmentale Falte der Rückenplatte), schematisirt (nach HAASE). Die Tracheen, die von beiden Seiten her in die Lufthöhle (*ca*) einmünden, sind weiss ausgespart. *vs* Vorderes, *hs* hinteres Stomaloch, *as* und *se* äussere, *ms* und *si* innere Stomaspalte.

den Scolopendriden (excl. Plutonium) findet sich vom dritten Rumpfsegment an ziemlich regelmässig an jedem zweiten Segment ein Stigmenpaar. Das letzte beintragende Segment ist auch hier stigmenlos. Bei Scutigera und Henicops gehören die Stigmen den Rumpfsegmenten 1, 3, 5, 8, 10, 12 und 14 (bei 15 Rumpfsegmenten) an. Das Tracheensystem von Scutigera (Fig. 339) ist durch mancherlei Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet. Die Stigmen sind nämlich hier unpaar und liegen in der dorsalen Mittellinie. Jedes Stigma führt in eine Lufttasche, in welche jederseits gegen 300 dichtgedrängte, radiär gestellte, unverästelte Tracheenröhren einmünden. Diese specielle Form der Tracheenmasse ist interessant mit Hinblick auf die Auffassung der später zu beschreibenden, sogenannten Fächertracheen der Arachniden.

Das Respirationssystem der Symphylen, die sonst in mancher Beziehung als sehr ursprüngliche Myriapodenformen gelten, ist sehr stark reducirt. Es finden sich nur 2 Stigmata, und zwar an der Unterseite des

Kopfes unter den Fühlern. Es ist dies in der ganzen Abtheilung der Antennaten der einzige Fall, dass sich ein Stigmenpaar am Kopf erhalten hat. Die verästelten Tracheen erstrecken sich weder in die Beine und Fühler noch in die hintere Körperregion hinein.

Bei den Pauropoden scheint das Tracheensystem ganz rückgebildet zu sein.

Hexapoda.

Apterygota. Das Tracheensystem bietet bei einzelnen Thysanuren insofern ursprüngliche Verhältnisse dar, als die Längs- und Queranastomosen (bei einzelnen Machilisarten und bei Campodea) fehlen (Fig. 340). Doch sind sie bei anderen Thysanuren vorhanden (Iapyx, Nicoletia, Lepisma und einzelne Machilisarten). Die häufigste Zahl der Stigmenpaare scheint 10 zu sein (Nicoletia, Lepisma, Lepismina), in diesem Falle kommen 2 auf den Thorax und 8 auf das Abdomen. Machilis (maritima) hat nur 9 Stigmenpaare: 2 thoracale und 7 abdominale; Iapyx soll 11 Stigmenpaare besitzen, nämlich 7 am Abdomen und — ein bei den Antennaten ganz allein dastehendes Verhalten — 4 Stigmenpaare an der Brust. Bei Campodea ist die Zahl der Stigmenpaare auf 3 reducirt, die dem Thorax (das letzte vielleicht dem ersten Abdominalsegment) angehören.

Pterygota (Fig. 341). Quer- und Längsanastomosen scheinen bei allen geflügelten Insekten vorhanden zu sein. Unter den Längsanastomosen bildet sich jederseits eine zu einem besonders kräftigen Tracheenlängsstamm aus, und man bekommt dann den Eindruck, dass diese Längsstämme den Centraltheil des Tracheensystems bilden, von welchem neben zahlreichen sich im Körper reich verästelnden Seitenästen auch solche abgehen, die zu den Stigmen verlaufen und durch sie nach aussen münden. Bei den Dipteren, Hymenopteren und unter den Coleopteren bei den Hydrophiliden und Lamellicorniern können sich die Tracheen an einzelnen Stellen zu grossen sackartigen Tracheenblasen ohne Spiralfäden erweitern, die als Luftsäcke bezeichnet werden (Fig. 321, pag. 475).

Die Zahl und Anordnung der Stigmen variirt innerhalb weiter Grenzen. Nie kommen bei einem und demselben Insekt auf einer und derselben Altersstufe mehr als 10 Stigmenpaare zugleich vor. Von diesen Stigmen kommt je ein Paar auf Mesothorax, Metathorax und auf jedes der 8 ersten Abdominalsegmente. Ein Tracheensystem, welches sich durch zahlreiche offene Stigmenpaare auszeichnet, wird als holopneustisch bezeichnet. Die Imagines der weitaus grossen Mehrzahl der Insekten sind holopneustisch, wenn sich auch die Zahl der Stigmen vorzugsweise am Abdomen reduciren kann.

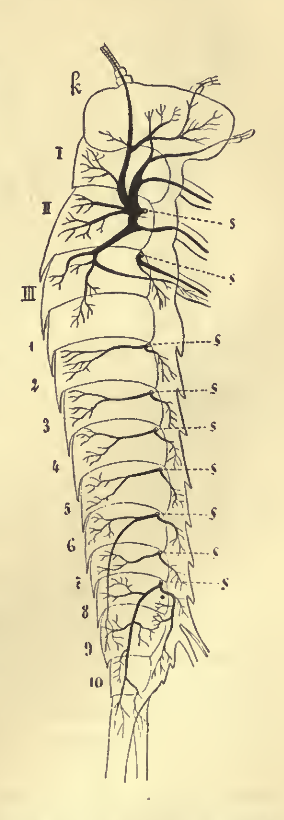


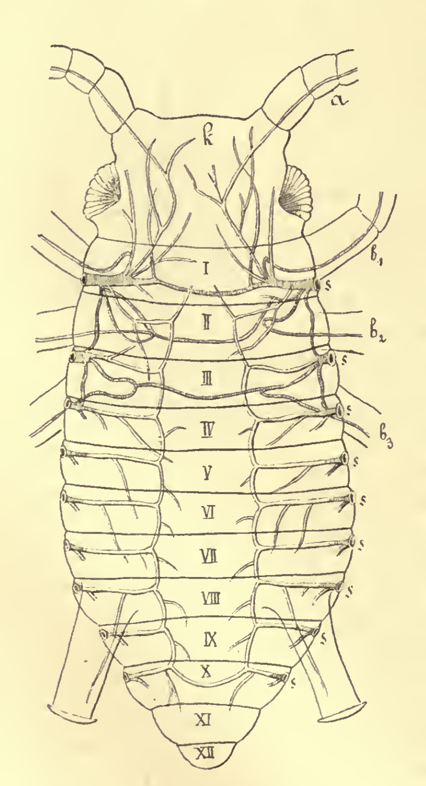
Fig. 340. **Machilis maritima**, von der Seite. Das Tracheensystem der rechten Seite ist dargestellt (nach Oudemans). *k* Kopf, *I*, *II*, *III* Thoracalsegmente, 1—10 Abdominalsegmente, *s* Stigmen.

Mehr als 2 Stigmenpaare an der Brust besitzen nur die Aphaniptera, indem hier ein sonst bei der Imago fehlendes prothoracales Stigmenpaar vorhanden ist.

Interessante Verhältnisse, welche für die morphologische Auffassung der Larvenformen von grösster Wichtigkeit sind, zeigt das Tracheensystem der Insektenlarven.

1) Das ursprünglichste Verhalten findet sich bei denjenigen Insekten mit allmählicher Verwandlung, deren Larven auf allen Entwickelungsstadien auf dem Lande leben, wie die Imagines (Orthoptera). Hier sind die Larven holopneustisch, und das Tracheensystem der Larve wird einfach zu demjenigen der Imago. Auch bei Insekten mit vollkommener Verwandlung können holopneustische Larven vorkommen, so bei manchen Käferlarven aus der Abtheilung der Malacodermata, die sich dadurch als eine ursprüngliche Käfergruppe erweist.

2) Der holopneustische Zustand des Tracheensystems wird bei zahlreichen Larven von Insekten mit unvollkommener Verwandlung durch Anpassung an das Leben im Wasser stark beeinträchtigt. Es sind nämlich bei den im Wasser lebenden Larven der Ephemeridae, Odonata, Plecoptera keine offene Stigmen vorhanden, das Tracheensystem ist vollständig geschlossen, ist apneustisch. Doch sind die Anlagen der von den Stigmen zu den Längsstämmen verlaufenden Tracheenäste vorhanden, nur sind sie luftleer und treten in Form von Strängen (Fig. 344 *vf*) auf, welche bei der Häutung der Larventracheen eine wichtige Rolle spielen und sich dabei vorübergehend nach aussen öffnen. Bei dem Uebergang des letzten Larvenstadiums in die Imago werden die erwähnten Stränge hohl, und das Tracheensystem wird holopneustisch. Alle diese Larven athmen durch Tracheenkiemen.



3) Bei der grossen Mehrzahl der Larven von Insekten mit vollkommener Verwandlung sind die Stigmen der bei der Imago flügeltragenden Brustsegmente (Mesothorax und Metathorax) verschlossen, dagegen findet sich meist ein, der Imago fehlendes, prothoracales Stigmenpaar. Das Tracheensystem dieser Larven ist peripneustisch. (Es handelt sich hier offenbar um eine mit Rücksicht auf das Fehlen der Flügel bei der Larve verspätete Differenzirung der die Flügel und ihre Musculatur versorgenden

Fig. 341. **Halb entwickelte Larve eines agamen, ungeflügelten Weibchens von Aphis Pelargonii. Das Tracheensystem** von oben gesehen (nach Witlaczil). *k* Kopf, *a* Antenne, *I*, *II*, *III* Segmente des Thorax, *IV*—*XII* Segmente des Abdomens, b_1, b_2, b_3 die 3 Beinpaare, *s* die Stigmen des Tracheensystems.

Tracheen. Die betreffenden Stigmenstränge sind nämlich bei der Larve der Anlage noch vorhanden.)

4) Durch Anpassung an verschiedene Lebensweisen kann das Tracheensystem peripneustischer Larven sich in verschiedener Weise modificiren: a) Es kann bei in Wasser lebenden Larven apneustisch werden, so bei den Phryganiden- und Sialidenlarven, die durch Tracheenkiemen athmen. b) Es können durch Anpassung an das Leben im Wasser oder an das parasitische Leben alle Stigmen bei der Larve verschlossen bleiben mit Ausnahme des letzten Paares. Das Tracheensystem wird dann als metapneustisch bezeichnet. Die Larven schöpfen mit diesem am Hinterleibsende gelegenen Stigmenpaare, dessen Umgebung sich häufig siphoartig verlängert oder mit andern zweckmässig gebauten Einrichtungen versehen ist, Luft an der Oberfläche des Wassers oder Wirthes. Metapneustisch sind die Larven der Wasserkäfer und viele im Wasser oder parasitisch lebende Dipterenlarven. c) Bisweilen ist ausser dem hintersten noch ein vorderes (prothoracales) offenes Stigmenpaar vorhanden (Fig. 342). Ein solches amphipneustisches Tracheensystem besitzen manche parasitisch oder halbparasitisch lebenden Dipterenlarven (Oestridae, Asilidae), welche nur ihr vorderes und hinteres Leibesende aus dem den übrigen Körper umgebenden Medium hervorstrecken. Die Larvenstigmen der meta- und amphipneustischen Fliegenlarven gehen bei der Verwandlung zu Grunde.

In allen Fällen, wo die Larve nicht holopneustisch ist, sind doch die imaginalen Stigmenäste des Tracheensystems der Anlage nach vorhanden. Von solchen während der Larvenperiode latent bleibenden Anlagen muss man die Rudimente von Stigmenästen unterscheiden, die bei den Imagines von Insektenarten verschiedener Ordnungen vorkommen. Es handelt sich hier um verschwindende Stigmen. Vielfach sind mehrere abdominale Stigmenpaare gänzlich verschwunden.

Fig. 342. **Rechtsseitiges Tracheensystem einer Fliegenmade**, von der Seite gesehen. *vs* Vorderes, *hs* hinteres Stigma, *tl* Tracheenlängsstamm.

Die eigenthümlichen Verhältnisse des Tracheensystems der Insektenlarven zeigen auf das deutlichste, wie sehr specielle Existenzbedingungen die Organisation freilebender Larven beeinflussen können.

B) Die Tracheenkiemen (Fig. 343 und 344).

Ueber diese Athmungsorgane von im Wasser lebenden Insektenlarven ist schon im Abschnitt „Flügel" Einiges gesagt worden. Ausser bei den dort erwähnten Ephemeriden-, Trichopteren- und Sialidenlarven kommen Tracheenkiemen, d. h. zarthäutige Fortsätze des Körpers, in welche hinein sich Tracheen erstrecken, auch noch bei den Larven der Plecoptera (Perliden), Odonaten und bei im Wasser lebenden Larven vereinzelter Arten von Dipteren, Hymenopteren, Lepidopteren und Coleopteren vor. Die Tracheenkiemen der Odonaten sind entweder äussere (Agrion) und stellen 3 Kiemenblätter am letzten Abdominalring dar, oder sie sind innere (Libellula, Aeschna) und stellen Falten im

Mastdarm dar. Im letzteren Fall wird durch den After abwechselnd Wasser aufgenommen und ausgestossen. Die Tracheenkiemen der Perlidenlarven sind sehr verschiedenartig gestaltet, bald schlauch-, bald büschelförmig u. s. w. und kommen an sehr verschiedenen Körpertheilen vor. Das Gleiche gilt von den Tracheenkiemen, die vereinzelt bei Larven von Dipteren, Hymenopteren, Lepidopteren und Coleopteren auftreten. Die mit Tracheenkiemen ausgestatteten Insektenlarven sind apneustisch. Die Tracheenkiemen erweisen sich nach allem, was gesagt wurde, als Respirationsorgane, welche in Anpassung an das Leben der Larven im Wasser in verschiedenen Insektenordnungen unabhängig von einander entstanden sind. Sie werden beim Uebergang in die Imago abgeworfen bei den Ephemeriden, Agrioniden und Dipteren, sie bleiben aber an der Imago erhalten bei Perliden, Aeschniden, Sialiden, Lepidopteren und Coleopteren.

Fig. 343.

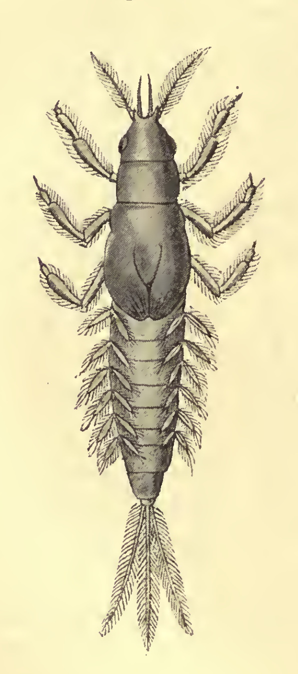


Fig. 344.

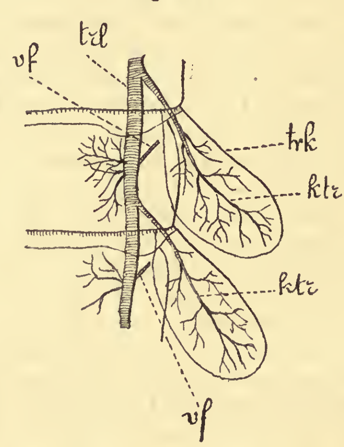


Fig. 343. **Ephemeridenlarve mit je zwei Tracheenkiemen jederseits an den Abdominalsegmenten und mit 3 Schwanzfäden (Cerci)** (nach R. Leuckart).

Fig. 344. **Rechte Hälfte der mittleren Abdominalsegmente von der Larve von Baetis (Cloë) binoculatus mit Tracheenkiemen** (nach Palmen). *trl* Tracheenlängsstamm, *vf* strangförmige Anheftungsfäden der Längsstämme an die Haut (Stigmenstränge), *ktr* Kiementracheen, *trk* Tracheenkiemen.

X. Tonerzeugende Apparate.

Bekanntlich können viele Insekten Töne hervorbringen. Diese Töne, welche im Leben der Insekten eine sehr verschiedene Bedeutung haben, werden vornehmlich erzeugt:

1) Durch rasche Schwingungen der Flügel (Hymenopteren, Dipteren).

2) Durch Schwingungen blattförmiger Anhänge in den Tracheen. Diese liegen oft in grosser Zahl in der Nähe der Stigmen und werden bei den Athembewegungen der Thiere durch das Ein- und Ausströmen der Luft in Schwingung gebracht (Hymenopteren, Dipteren).

3) Durch Gegeneinanderreiben von rauhen, unebenen Hautstellen. Die Acrididen (Feldheuschrecken) geigen, indem sie ihre Hinterschenkel als Fidelbogen über vorspringende Rippen der Oberflügel als Saiten hinwegstreichen. Bei den Locustiden (Laubheuschrecken) und Grylliden (Grabheuschrecken) musiciren nur die Männchen, indem sie die rauhen Basaltheile ihrer Oberflügel gegeneinander reiben. Bei andern Insekten werden Töne durch Reibungen anderer Körpertheile gegeneinander hervorgebracht.

4) Bei den Singcicaden bringen ebenfalls nur die Männchen die bekannten schrillen Laute hervor. Der Tonapparat ist hier ziemlich complicirt. Er besteht aus einem Paar Trommelhäuten (dünne, elastische Strecken des Hautskeletes) am ersten Abdominalsegment und kräftigen diese bewegenden Muskeln. Das mit Luft erfüllte Abdomen wirkt als Resonator. Zum Schutze der zarten Trommelhäute wölben sich über dieselben von vorn und von hinten her deckelartige Falten des thoracalen und abdominalen Hautskeletes.

Die Töne der singenden Insektenmännchen sind Lockrufe zum Heranlocken der Weibchen.

XI. Geschlechtsorgane.

Alle Antennaten sind getrennt geschlechtlich. — Nach den Resultaten der vergleichend-anatomischen Erforschung der Geschlechtsorgane dürfte man berechtigt sein, folgendes Schema der ursprünglichen Beschaffenheit des Geschlechtsapparates zu entwerfen. Er besteht aus einem Paar Keimdrüsen (Ovarien beim Weibchen, Hoden beim Männchen), die sich in paarige Ausführungsgänge (Samenleiter und Eileiter) fortsetzen, welche getrennt nach aussen münden. Geschlechtsdrüsen und Ausführungsgänge scheinen, soweit ihre Ontogonie bekannt ist, aus einer paarigen, mesodermalen Genitalanlage hervorzugehen. Mit dem Ende der Ausführungsgänge setzt sich häufig eine ectodermale Hauteinstülpung in Verbindung.

Da bei den Protracheaten die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane als umgewandelte Nephridien erkannt sind, so liegt dieselbe Deutung auch für die Geschlechtsgänge der Antennaten nahe. Immerhin zeigt sich eine beträchtliche Verschiedenheit darin, dass bei Peripatus die grösste Strecke der Leitungswege aus dem ectodermalen, bei den Antennen hingegen, wie es scheint, aus dem mesodermalen Theil der Anlage hervorgeht. Doch ist auch bei den Annulaten der grösste Theil des Nephridiums (der Nephridialgang) mesodermalen Ursprungs.

Durchweg paarige Geschlechtsorgane (unserem Schema entsprechend) finden sich nun in Wirklichkeit nur bei den Ephemeriden (Fig. 345 A). Bei allen übrigen Antennaten finden sich am Geschlechtsapparat unpaare Abschnitte, die in verschiedener Weise zu Stande kommen.

1) Es können die beiden Keimdrüsen zu einer unpaaren Keimdrüse verschmelzen, wobei die Leitungswege entweder in ihrer ganzen Länge oder doch in ihrem Endabschnitt getrennt bleiben und immer durch getrennte paarige Oeffnungen nach aussen münden. Solche Fälle finden sich bei Diplopoden unter den Myriapoden.

2) Es bleiben die Keimdrüsen paarig, während an dem in seinem grössten Theil ebenfalls paarigen ausleitenden Apparat unpaare Endabschnitte auftreten. Dies ist bei allen Antennaten mit Ausnahme der Ephemeriden und Diplopoden der Fall.

Selten (Scolopendra) findet sich eine unpaare Keimdrüse und ein unpaarer Ausführungsgang, in dessen Ende dann aber paarige accessorische Organe (Drüsen, Receptacula seminis, Vesiculae seminales) einmünden.

Der unpaare Abschnitt kann aber in sehr verschiedener Weise zu Stande kommen.

A) Bei den Männchen gewisser Forficulidae (Dermaptera) vereinigen sich die Samenleiter an einer Stelle ihres Verlaufes zu einer unpaaren Samenblase, über welche hinaus sich die beiden Samenleiter wieder getrennt bis zu den beiden männlichen Geschlechtsöffnungen erstrecken. Indem an diesem letzten Abschnitt des Leitungsweges das Vas deferens der einen Seite verkümmert (Fig. 345 B), erhält sich das der andern Seite als unpaarer Ductus ejaculatorius, der von der Samenblase zur äussern Mündung zieht.

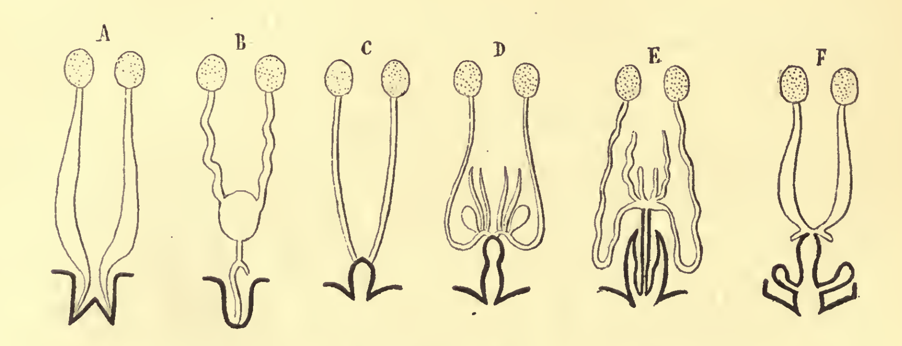


Fig. 345. *A—F* **Schematische Darstellung des Geschlechtsapparates verschiedener Insekten.** *A—E* Männliche Organe, *F* weiblicher Apparat. Die durch Einstülpung der äussern Haut entstandenen Theile sind durch dicke schwarze Conturen angedeutet. *A* **Ephemeride.** *B* **Forficula auricularia.** *C* **Orthopterenlarve.** *D* **Oedipoda** (zu den Acrididen gehörend). *E* **Cetonia aurata** (Coleoptere). *F* **Aeschna** (Libellulide). (Nach Palmen.)

B) Eine unpaare Hauteinstülpung wächst von aussen den beiden Leitungswegen entgegen, so dass diese anstatt direkt nach aussen in einen unpaaren Endabschnitt einmünden, der sich durch den Besitz einer chitinigen Cuticula als Einstülpung der äussern Haut erweist (Fig. 345 C—F). Die beiden Leitungswege können entweder durch zwei getrennte oder durch eine einfache Mündung sich in den unpaaren Endabschnitt öffnen. Ein solches Verhalten findet sich bei den Apterygoten, ferner bei Libelluliden, Plecopteren, Orthopteren, Rhynchoten und vielleicht noch anderwärts. An dem unpaaren Endstück können durch secundäre Ausstülpungen paarige oder unpaare Anhangsgebilde auftreten.

C) Zu dem sub B erwähnten unpaaren Endabschnitt gesellt sich noch ein weiterer unpaarer Abschnitt hinzu, der dadurch zu Stande kommt, dass die beiden Samenleiter oder Eileiter auf einer kürzeren oder längeren Strecke zu einem unpaaren Gange (Ductus ejaculatorius, Uterus, Scheide etc.) verschmelzen, der in den ectodermalen Endabschnitt einmündet. Dies ist wahrscheinlich bei allen sogenannten höhern Insekten (Insekten mit vollkommener Verwandlung) der Fall.

Was die Lage der äussern Geschlechtsöffnungen anbetrifft, so ist dieselbe wechselnd.

Bei den Chilopoden unter den Myriapoden liegt die unpaare Geschlechtsöffnung am vorletzten Körpersegment, dem Genitalsegment, dessen Gliedmaassen zu Genitalanhängen umgewandelt sein können.

Fig. 346.

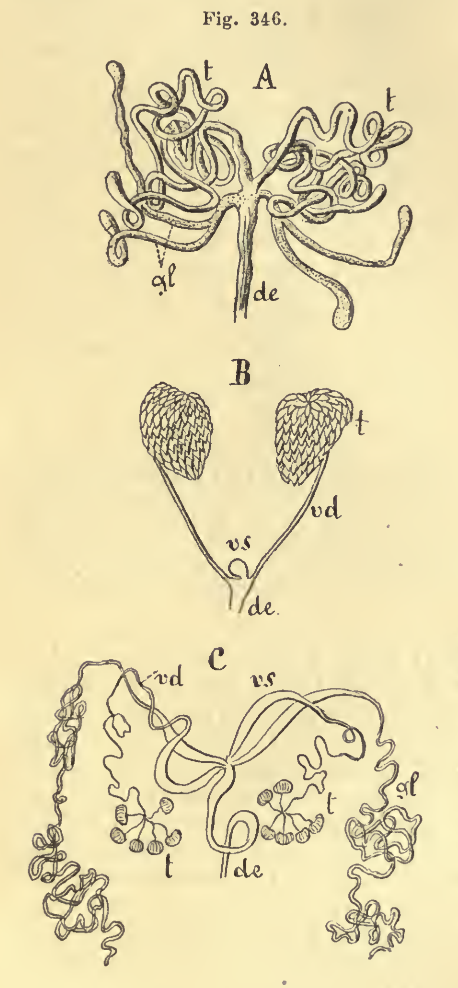


Fig. 347.

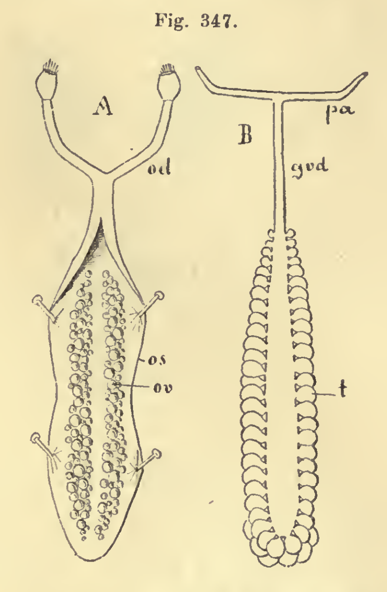


Fig. 346. **Innere männliche Geschlechtsorgane.** ***A*** Von **Melophagus ovinus;** ***B*** von **Acheta campestris;** ***C*** von **Melolontha vulgaris** (nach Carus und Gegenbaur). *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *vs* Samenblase, *de* Ductus ejaculatorius, *gl* accessorische Drüsen.

Fig. 347. ***A*** **Weibliche,** ***B*** **männliche Geschlechtsorgane von Glomeris marginata** (nach Fabre). *os* Geöffneter Ovarialsack, in welchem man die beiden Ovarien (*ov*) erblickt, *od* Ovidukt, *t* Hoden, *gvd* gemeinsames Vas deferens, *pa* paariger Ausführungsgang.

Bei den Diplopoden und Pauropoden liegen die beiden Geschlechtsöffnungen hinter dem 2. Beinpaar, meist an der Grenze zwischen dem 2. und 3. Rumpfsegment.

Bei den Symphylen (Scolopendrella) liegt die unpaare Geschlechtsöffnung am 4. Rumpfsegment zwischen den Beinen dieses Segmentes.

Bei allen Hexapoden liegen die Geschlechtsöffnungen am Ende des Abdomens, und zwar fast immer beim Männchen hinter dem 9., beim Weibchen hinter dem 8. (bei den Ephemeriden 7.) Abdominalsegment.

Mit dem ausleitenden Abschnitt des männlichen und weiblichen Geschlechtsapparates stehen bei fast allen Antennaten accessorische Organe in Verbindung, in deren speciellem Verhalten eine grosse Mannigfaltigkeit herrscht.

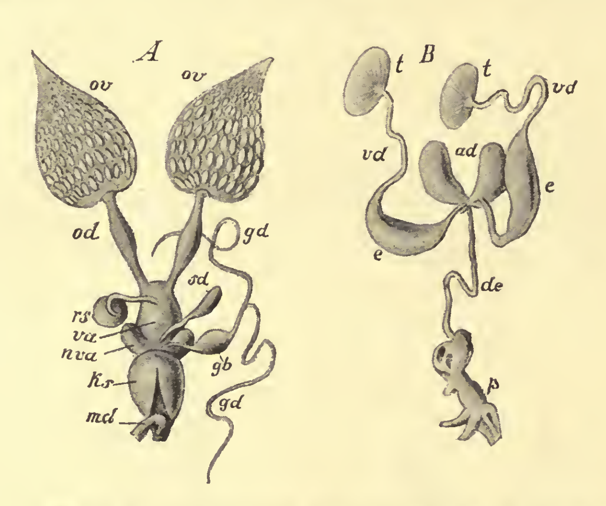


Fig. 348. *A* **Weiblicher,** *B* **männlicher Geschlechtsapparat der Honigbiene** (Königin und Drohne) (nach R. Leuckart). *ov* Ovarien, aus zahlreichen gekammerten Eiröhren bestehend, *od* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *va* Vagina, *nva* Nebentaschen derselben, *ks* Kolben des Stachelapparates, *md* Mastdarm, nach hinten umgeschlagen und abgeschnitten, *sd* Schmierdrüse, *gd* Giftdrüsen, *gb* Giftblase; — *t* Hoden, *vd* Samenleiter, *e* erweiterter Theil derselben, *de* gemeinsamer Ductus ejaculatorius, *ad* Anhangsdrüsen, *p* Penis.

Im männlichen Geschlecht findet sich oft entweder als Ausstülpung des Ductus ejaculatorius oder als Austülpungen der paarigen Samenleiter eine unpaare oder paarige Samenblase (Vesicula seminalis), die als Samenreservoir dient. Accessorische Drüsen münden entweder in den Ductus oder schon in die Samenleiter und mischen dem Sperma ein Sekret bei. Solche Drüsen liefern hie und da ein erstarrendes Sekret, welches kleine Mengen von Sperma in Form von Kapseln (Spermatophoren) umgiebt. Der Endabschnitt des männlichen Geschlechtsapparates ist oft als Penis vorstülpbar.

Im weiblichen Geschlecht münden in den unpaaren Endabschnitt (Scheide) Schleimdrüsen. Besondere Ausstülpungen der Scheide dienen als Bursa copulatrix zur Aufnahme des Penis bei der Begattung, als Receptaculum seminis zur Aufnahme und Aufbewahrung des Samens. Bei den Lepidopteren (Fig. 349) mündet die Bursa copulatrix getrennt von der Scheide nach aussen, steht aber durch einen Verbindungsgang mit dem Receptaculum seminis in Communication. Oft mündet der Geschlechtsapparat in unmittelbarer Nähe des Afters in den Grund einer gemeinsamen Vertiefung (Cloake). Wie beim Männchen, so treten auch beim Weibchen äussere Organe, Bildungen der Haut der letzten Hinterleibssegmente, als Legescheiden, Legebohrer u. s. w. in den Dienst des Geschlechtsapparates.

Bei den meisten Diplopoden unter den Myriapoden sind die Beine des 7. Rumpfringes zu Copulationsfüssen umgewandelt.

Die Keimdrüsen der Hexapoden müssen noch besonders berücksichtigt werden.

Die Hoden sind, wie schon erwähnt, fast immer paarig, nur bei Lepidopteren können sie zu einem äusserlich unpaaren Organ verschmelzen. Jeder Hode besteht aus einer bald geringen, bald grossen Anzahl von Blindschläuchen oder Hodenfollikeln, die bald kurz, bald lang und gewunden, meist in eine gemeinsame Hülle eingebettet liegen.

Im Allgemeinen kann als Regel gelten, dass die Hodenschläuche da, wo sie sehr lang sind, in geringer Zahl auftreten, und umgekehrt. Als Extreme mögen die Dipteren und Orthopteren gelten. Bei den ersteren (Fig. 346 A) findet sich jederseits nur ein sehr langer und gewundener Hodenschlauch, bei den letzteren oft viele hundert kurze Schläuche oder Follikel, die zu einer Masse vereinigt sind (B). Es kann der Hode jederseits auch in getrennte Schläuche oder in getrennte Gruppen von Schläuchen zerfallen (C). Immer aber findet sich jederseits nur ein Vas deferens, in welches die zu einem Hoden vereinigten Hodenschläuche oder die getrennten Hodenschläuche oder die Ausführungsgänge mehrerer Gruppen von Schläuchen einmünden.

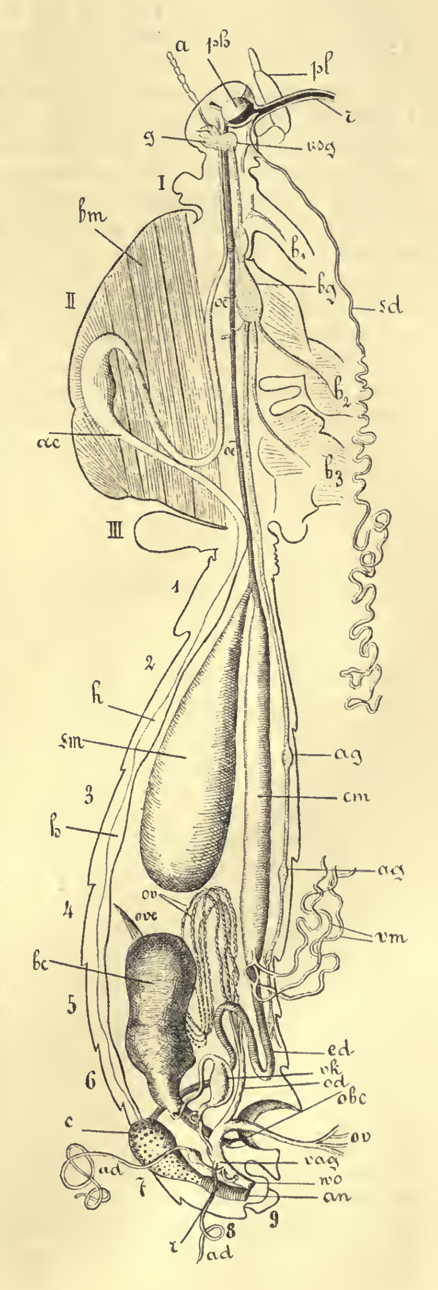


Fig. 349. **Danais archippus, Schmetterling. Weibchen. Anatomie,** dargestellt nach Entfernung der rechten Körperhälfte. Linke Körperhälfte von der Schnittfläche aus gesehen. Buchstabenbezeichnungen am Kopf: *a* Antenne, *ph* Pharynx, *pl* Lippentaster, *r* Rüssel, *g* Gehirn, *usg* unteres Schlundganglion. Bezeichnungen an der Brust: *I*, *II*, *III* Brustsegmente, b_1, b_2, b_3. die Coxalglieder der 3 Beinpaare, *bm* Musculatur, *ac* Aorta cephalica mit ihrer Anschwellung, *oe* Oesophagus, *bg* Brustknoten des Bauchmarks, *sd* Speicheldrüse der einen Seite, die der andern nahe der Einmündung in den gemeinsamen Speichelgang abgeschnitten. — Bezeichnungen am Abdomen: 1—9 Abdominalsegmente, *h* Herz, *sm* sogenannter Saugmagen (Speisebehälter), *cm* Chylusdarm (Mitteldarm), *ag* Abdominalganglien, *ed* Enddarm mit Colon (*c*) und Rectum (*r*), *vm* Malpighi'sche Gefässe, *ov* Ovarialschläuche, die der rechten Seite abgeschnitten, *ove* Endfäden des Ovariums, *bc* Bursa copulatrix, *obc* ihre Mündung nach aussen, *od* Ovidukt, *vag* Vagina, *wo* ihre Oeffnung nach aussen, *ad* Anhangsdrüsen der Vagina, zum Theil abgeschnitten, *vk* Verbindungskanal zwischen Vagina und Bursa copulatrix mit Anschwellung: Receptaculum seminis, *an* After. (Nach Burges).

Aehnlich wie die Hoden aus einer wechselnden Zahl von langen oder kurzen Hodenschläuchen, besteht jedes der beiden Ovarien aus einer verschiedenen Zahl von Eischläuchen oder Eiröhren, die zusammen in den Eileiter einmünden. An jeder Eiröhre (Fig. 350) selbst unterscheiden wir drei Theile: 1. den Endfaden, 2. die Endkammer und 3. den grössten gekammerten Abschnitt oder die eigentliche Eiröhre.

Die dünnen Endfäden der Eiröhren setzen sich meist an das Rückengefäss oder in der Nähe desselben an und bilden so eine Art Suspensorien. Die Elemente des Endfadens sind dieselben wie die der Endkammer. Diese enthält indifferente Zellelemente als Ueberbleibsel der Elemente der Ovarialanlagen, aus denen schon im Embryo oder doch bei der Larve einerseits das Follikelepithel der Eiröhren, anderseits die in der Eiröhre enthaltenen reifenden Eier und Nährzellen hervorgehen. In der Endkammer bleiben die Zellelemente indifferent. Aus diesen indifferent gebliebenen Elementen der Endkammer findet noch beim erwachsenen Insekt eine Neubildung von Follikelepithel, Eiern und Nährzellen statt.

Der gekammerte dritte Abschnitt einer jeden Eiröhre, welcher in den Eileiter mündet, zeigt meist eine perlschnurförmige Gestalt. Er enthält die reifenden Eier. Die jüngsten und kleinsten liegen der Endkammer am nächsten, die ältesten und grössten finden sich in der Nähe der Einmündung in den Eileiter. Mit Rücksicht auf gewisse interessante Verhältnisse unterscheidet man zwei Arten von Eiröhren: solche ohne Nährzellen und solche mit Nährzellen. Am einfachsten verhalten sich die Eiröhren ohne Nährzellen (Fig. 350 A), die wir z. B. bei den Orthopteren und Apterygoten (excl. Campodea) finden. Hier reiht sich in jeder Eiröhre einfach Ei an Ei von der Endkammer bis zum Ovidukte. Zwischen den aufeinanderfolgenden Eiern erscheint die Eiröhre eingeschnürt, was ihr perlschnurartiges Aussehen bedingt. Die zwischen zwei Einschnürungen liegenden Theile der Eiröhre, von denen jeder ein Ei enthält, werden als Eikammern bezeichnet. Bei den Eiröhren mit Nährzellen müssen wieder zwei verschiedene Typen auseinandergehalten werden. Bei dem einen Typus (Fig. 350 B) wechseln an der Eiröhre regelmässig Eikammern mit Nährkammern ab, welche letztere je eine oder mehrere Nährzellen enthalten, die zur Ernährung des in der benachbarten Eikammer

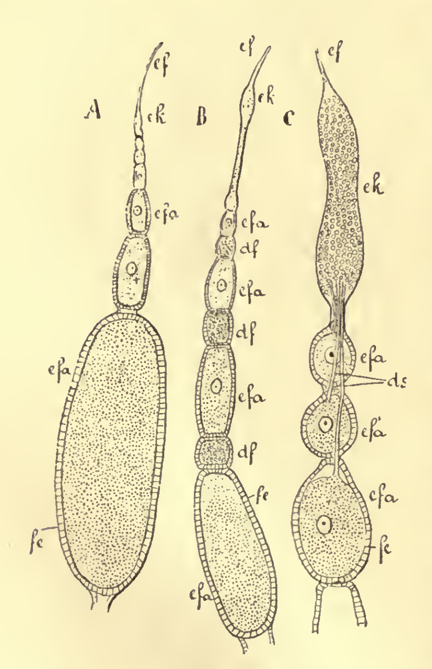


Fig. 350. **Verschiedene Typen von Ovarialröhren**, schematisch. *A* Eiröhre ohne Nährzellen. *B* Eiröhre mit alternirenden Nähr- und Eifächern. *C* Eiröhre, an welcher die Endkammer (*ek*) zu einer Nährkammer entwickelt ist, mit welcher die sich entwickelnden Eier durch Verbindungsstränge (*ds*) in Zusammenhang bleiben. *ef* Endfaden, *ek* Endkammer, *efa* Eifächer oder Eikammern, *fe* Follikelepithel, *df* Dotterfächer oder Dotterkammern.

enthaltenen, reifenden Eies dienen. Ei- und Nährkammern können auch äusserlich an der Eiröhre durch Einschnürungen getrennt sein (Hymenopteren, manche Käfer), oder es liegen je eine Nähr- und eine Eikammer in einem äusserlich als Anschwellung zu unterscheidenden Abschnitt der Eiröhre (Lepidopteren, Dipteren). Bei dem zweiten Typus von Eiröhren mit Nährzellen besteht (Fig. 350 C) die eigentliche Eiröhre nur aus Eikammern, die Nährzellen bleiben hier in grosser Masse in der umfangreichen Endkammer angehäuft. Die einzelnen Eier der Eiröhre stehen durch Verbindungsstränge, welche den Eiern das Nahrungsmaterial zuleiten, mit der Endkammer in Verbindung.

Eizellen, Nährzellen und die Zellen des Follikelepithels (Epithel der Kammern der Eiröhre) sind ihrer Entstehung nach, wie die Eizellen und Dotterzellen der Plathelminthen, gleichartige Elemente, zwischen welchen Arbeitstheilung eingetreten ist. Von zahlreichen Eikeimen entwickeln sich nur wenige zu Eiern, während die übrigen diesen zur Umhüllung und zur Ernährung dienen.

Bei einigen Thysanuren (Machilis, Lepisma und vornehmlich Iapyx) sind die Ovarialröhren, 5—7 jederseits, in mehr oder weniger streng segmentaler Anordnung im Abdomen gelegen. Sie münden jede für sich in die beiden Eileiter, welche als gestreckte Kanäle das Abdomen durchziehen. Die beiden Ovidukte münden mit einem kurzen, unpaaren Endstück nach aussen, das bei Machilis fehlen soll, indem hier gewissermaassen nur die äussere Oeffnung den beiden Ovidukten gemeinsam ist. Bei Campodea und den Collembola sind die Ovarien und Hoden jederseits einfache Schläuche.

XII. Dimorphismus, Polymorphismus.

Bei allen Insekten unterscheiden sich Männchen und Weibchen, abgesehen von den Geschlechtsorganen, auch sonst noch in verschiedenen Einzelheiten der äussern Organisation. Der sexuelle Dimorphismus wird aber bei vereinzelten Gruppen auffallend gross und beruht dann hauptsächlich darauf, dass (z. B. bei den Schildläusen, bei Leuchtkäfern, [Lampyriden] und bei einzelnen Spinnern [Psyche, Orgyia]) den Weibchen die Flügel fehlen. Bei den parasitischen Strepsipteren sind die Weibchen bein-, flügel-, augen- und fühlerlos, also madenförmig. Sie sind lebendig gebährend und bleiben, solange sie leben, eingehüllt von ihrer Puppenhülle, im Innern ihrer Wirthe (im Abdomen verschiedener Hymenopteren).

Bei in Staaten zusammenlebenden Insekten kommt es zu einem Polymorphismus in Folge der eingetretenen Arbeitstheilung zwischen den einzelnen Mitgliedern der Staaten. Bei vielen in Staaten lebenden Hymenopteren (Bienen und Ameisen) werden nur wenige Weibchen (Königinnen) geschlechtsreif und fortpflanzungsfähig. Die grosse Mehrzahl der übrigen Weibchen (Arbeiter) haben verkümmerte Geschlechtsorgaue und sind bei den Ameisen flügellos. Bei den Ameisen können selbst wieder verschiedene Formen von Arbeitern (Soldaten und eigentliche Arbeiter) auftreten. Auch bei den in Staaten lebenden Termiten unter den Corrodentia finden sich ausser den geflügelten fortpflanzungsfähigen Männchen und Weibchen ungeflügelte Männchen und Weibchen mit rudimentären Geschlechtsorganen, die sich wieder in Kasten (Arbeiter, Krieger) theilen und dem entsprechend in verschiedenen Formen auftreten können.

XIII. Entwickelungs- und Lebensgeschichte.

A) Die Metamorphose der Insekten.

Der grösste Theil der Entwickelungsvorgänge, durch welche aus dem befruchteten Ei das erwachsene Insekt hervorgeht, spielt sich innerhalb der Eihülle ab. Diese Entwickelungsperiode wird als Periode der Embryonalentwickelung bezeichnet. Aus den Eihüllen oder, wie man sich kurz ausdrückt, aus dem Ei schlüpft bei allen Insekten ein Organismus, welcher schon sehr hoch entwickelt ist und, abgesehen davon, dass er noch keine Flügel, keine reifen Geschlechtsorgane und keine zusammengesetzten Augen besitzt, schon mit allen typischen Organen eines Insektes in funktionsfähigem Zustande ausgestattet ist. Er besitzt einen vollständig gegliederten Körper, Antennen, Mundwerkzeuge, Brustgliedmaassen, ein entwickeltes Nerven-, Verdauungs- und Tracheensystem, das Rückengefäss, die Körpermusculatur u. s. w. Er bewegt und ernährt sich selbständig. Man bezeichnet ihn als Larve. Die Larven der Insekten sind somit beim Ausschlüpfen aus dem Ei ungleich viel höher entwickelt als die Larven der meisten andern wirbellosen Thiere.

Die Veränderungen nun, welche eine Insektenlarve erleidet, bis sie zu dem erwachsenen, geschlechtsreifen Insekt (Imago) wird, sind ausserordentlich verschiedenartig und werden durch eine ganze Reihe zusammenwirkender Faktoren bedingt, unter welchen folgende die wichtigsten sind: 1) der Grad der Abweichung der Imaginalform von der ursprünglichen Insektenorganisation; 2) die Lebensweise und der Aufenthaltsort der Larven und Imagines.

I. Die Apterygota (Thysanuren und Collembola) gelten als ursprünglich ungeflügelte Insekten und erweisen sich auch sonst als der gemeinsamen Stammform der Insekten nahestehende Thiere. Der Unterschied zwischen Larve und Imago fällt hier dahin. Das aus dem Ei schlüpfende junge Thier gleicht in allen Stücken der geschlechtsreifen Form, zu der es durch einfaches, von Häutungen begleitetes Wachsthum und vollständige Entwickelung der Geschlechtsorgane wird. Junge und Alte leben auf dem Lande und führen dieselbe Lebensweise. Entwickelung ohne Metamorphose (Ametabolie).

II. Das erwachsene Insekt ist, abgesehen von der vollständigen Entwickelung der Geschlechtsorgane, vornehmlich durch den Besitz von Flügeln ausgezeichnet. Im einfachsten Falle, bei den Orthoptera, Corrodentia, Thysanoptera und den meisten Rhynchota, führen die Larven dieselbe Lebensweise wie die Imagines. Sie verwandeln sich ganz allmählich in die Imaginalform, indem sie unter zahlreichen Häutungen langsam wachsen, und indem die Flügel hervorsprossen und nach jeder Häutung stärker entwickelt sind. Allmähliche Metamorphose.

III. Bei den Cicaden tritt schon eine Verschiedenheit in der Lebensweise der Imagines und der Larven auf. Erstere leben auf Bäumen und Sträuchern, letztere unter der Erde an Wurzeln und besitzen zu diesem Zwecke starke, zum Graben eingerichtete Vorderfüsse. Der Uebergang vom letzten Larvenstadium zu der Imago muss hier auch von einer Umgestaltung der Vorderbeine begleitet werden. Da ein Leben zwischen Baum und Erde nicht gut denkbar und in Folge dessen eine Zwischenform zwischen gewöhnlichen Füssen und Grabfüssen weder für die eine noch die andere Lebensweise zweckmässig wäre, so ist der Uebergang von der Larve zur

Imago ein unvermittelter geworden. Das letzte Larvenstadium ist ruhend geworden, auf Kosten des angesammelten Reservemateriales bereitet es als Puppe die Organisation der Imago vor. Allmähliche Metamorphose mit Puppenstadium.

IV. Sehr verschieden wird die Lebensweise zwischen den Larven und Imagines bei den Ephemeriden, Odonaten und Plecopteren. Die Imagines leben auf dem Lande, die Larven haben sich an das Leben im Wasser angepasst. Beim Uebergang in die Imaginalform werden die Tracheenkiemen meist (Ephemeriden und viele Libelluliden) abgeworfen, die Stigmen brechen durch und das Tracheensystem wird holopneustisch. Im Uebrigen geschieht die Metamorphose und das Wachsthum der Larven ganz allmählich (bei Chloëon unter mehr als zwanzig Häutungen). Unvollkommene Metamorphose, Hemimetabolie.

In den Fällen II, III und IV vollzieht sich die Umwandlung der Larve in die Imago im ganzen sehr allmählich. Die aus dem Ei schlüpfende, noch flügellose Larve zeigt äusserlich eine Organisation, welche die Apterygoten zeitlebens, d. h. auch im geschlechtsreifen Zustande besitzen.

V. Es giebt flügellose Rhynchoten (die Pediculiden, manche Wanzen und die Weibchen der Pflanzenläuse), Corrodentia (die Mallophogen), Orthopteren (verschiedene Gattungen und Arten von Blattiden und Phasmiden) und Dermaptera. Bei diesen ist der flügellose Zustand im Gegensatz zu den Apterygoten ein abgeleiteter; sie stammen von flügeltragenden Rhynchoten, Corrodentien, Orthopteren und Dermapteren ab. Die Flügel sind aber entweder in Folge parasitischer Lebensweise oder anderer Existenzbedingungen verkümmert. Der aus dem Ei schlüpfenden Larve fällt also nicht mehr die Aufgabe zu, Flügel zu entwickeln. Die Flügelbildung unterbleibt und mit ihr die Metamorphose. Durch einfaches Wachsthum wird die Jugendform zur geschlechtsreifen Imago. Wir haben es hier im Gegensatz zu der ursprünglichen Ametabolie der Apterygoten mit einer erworbenen Ametabolie zu thun.

VI. Im Gegensatz zu den bis jetzt besprochenen Insekten zeichnen sich alle übrigen, also die Neuroptera, Panorpatae, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera, Siphonaptera, Coleoptera und Hymenoptera durch eine sogenannte vollkommene Verwandlung (Holometabolie) aus. Aus dem Ei schlüpft eine flügellose Larve, die zwar wachsen und sich häuten kann, die aber dabei immer die gleiche Organisation beibehält und sich zunächst nicht verwandelt. Am Ende des Larvenlebens, nachdem durch reichliche Ernährung der Fettkörper sich stark entwickelt hat, häutet sich die Larve und geht in das different gestaltete sogenannte Puppenstadium über. Die Puppen sind sehr verschieden gestaltet, oft deutlich gegliedert mit anliegenden Extremitäten und Flügelanlagen, oft mit verborgenen Extremitäten. Meist sind die Puppen ruhend, unbeweglich, nicht im Stande, Nahrung zu sich zu nehmen, und sind dann häufig von besonderen Schutzhüllen umgeben. Am bekanntesten sind die Cocons der Schmetterlingspuppen, welche die Raupen aus dem Sekrete ihrer Spinndrüsen spinnen. Am Ende des Puppenlebens wird die Puppenhülle geöffnet und es schlüpft das imaginale Insekt (Käfer, Schmetterling, Fliege u. s. w.) aus.

Diese vollkommene Verwandlung muss offenbar aus einer unvollkommenen oder allmählichen Verwandlung hervorgegangen sein. Die flügellose Larve hat sich verschiedenartigen Existenzbedingungen sehr gut angepasst oder es wird schon von ihren Eltern dafür gesorgt, dass sie im Ueberfluss schwimmt. Sie sammelt so viele Reservenahrung in ihrem Fettkörper an, dass die weitern Larvenstadien sich nicht selbständig zu ernähren brauchen. Es sind diese

successiven Larvenstadien unter Unterdrückung der zahlreichen Häutungen in ein Stadium zusammengezogen, das Stadium der äusserlich ruhenden Puppe, innerhalb welcher auf Kosten der Reservenahrung die Imago zur Entwickelung gelangt.

Die Larven der Insekten mit vollkommener Verwandlung zeigen eine sehr verschiedene Organisation, welche sehr verschiedenen Existenzbedingungen angepasst ist. Doch lassen sich zwei Hauptgruppen unterscheiden, nämlich die mit Füssen versehenen (z. B. die Larven der Neuropteren, die „Raupen“ der Lepidopteren, die Larven der Coleopteren, Trichopteren) und die fusslosen (madenförmige Larven der Dipteren, Larven der meisten Hymenopteren und Siphonapteren). Erstere entfernen sich durch den Besitz von Beinen am wenigsten weit von der thysanurenähnlichen Larvenform der übrigen geflügelten Insekten, sie sind frei beweglich und ernähren sich (mit wenigen Ausnahmen) auf eigene Faust. Viele von ihnen leben räuberisch in oder auf der Erde oder im Wasser, viele ernähren sich von pflanzlicher Kost, indem sie (Raupen) Blätter oder (Engerlinge) Wurzeln benagen. Unter den Hymenopteren sind bei den Blattwespen die Larven raupenähnlich und besitzen ähnlich den Schmetterlingsraupen ausser den Thoracalfüssen noch stummelförmige Füsse an mehreren Abdominalsegmenten.

Sehr verschiedenartig ist die Lebensweise der fusslosen Larven der Dipteren und meisten Hymenopteren. Sie leben bald frei und räuberisch, dann meist im Wasser, bald parasitisch im Körper anderer Thiere oder in pflanzlichen Geweben, bald in faulenden Substanzen, Koth u. s. w., bald im Innern von Zellen, die mit Nahrungsmaterial erfüllt werden, bald werden sie von den Erwachsenen gefüttert u. s. w. u. s. w. Man unterscheidet kopflose Maden ohne Fühler, ohne Ocellen und mit verkümmerten Mundwerkzeugen von den mit Kopf versehenen Larven, welche solche Organe besitzen.

Die Larven der Insekten mit vollkommener Verwandlung sind ursprünglich alle peripneustisch. Durch Anpassung an das Leben im Wasser (oder an das parasitische Leben) können sie amphipneustisch, metapneustisch und sogar apneustisch werden und im letzteren Falle Tracheenkiemen zur Entwickelung bringen. Die Mundwerkzeuge der Larven können von den imaginalen Mundwerkzeugen sehr verschieden sein. Am auffälligsten und bekanntesten ist dieser Unterschied bei den Lepidopteren, deren Larven kauende, deren Imagines saugende Mundwerkzeuge besitzen.

Je specialisirter die Larve einerseits, die Imago anderseits ist, je grösser der Unterschied in der Organisation zwischen beiden geworden ist, um so durchgreifender sind natürlich die Veränderungen, durch welche während der Puppenperiode der larvale Organismus zum imaginalen wird.

Die obige Darstellung giebt nur ein sehr unvollständiges Bild von der Metamorphose der Insekten. Bisweilen, z. B. bei der Biene, geht die Larve nicht direkt in das Puppenstadium über, sondern zunächst in das Stadium der sogenannten Vorpuppe.

Bei gewissen Käfern begegnen wir mehreren von einander sehr abweichenden Larvenstadien. Die Käfergattung Sitaris (Familie Meloidae) lebt parasitisch auf einer Biene (Anthophora). Die aus dem Ei schlüpfenden Larven dieses Käfers sind lebhafte Thierchen mit Brustbeinen. Sie springen auf die Eier der Biene, sobald diese in den Honig der Zellen abgelegt werden, und verzehren diese Eier als Nahrung. Nachher häuten sie sich und treten nach der Häutung als metapneustische madenähnliche Larven mit verkümmerten Füssen auf, die an der Oberfläche des Honigs schwimmen, den Mund nach unten, das Hinterende an der Oberfläche des

Honigs. Sie ernähren sich vom Honig und gehen, wenn dieser erschöpft ist, in ein puppenähnliches Stadium über, aus dem aber nicht die Imago, sondern eine neue Larve ausschlüpft. Es folgen dann noch weitere puppenähnliche Entwickelungsstadien, bis schliesslich das letzte echte Puppenstadium auftritt. — Hier lässt sich, wenigstens was die beiden ersten Larvenstadien anbetrifft, der Einfluss der verschiedenen Lebensweise bei der Larve eines und desselben Thieres sehr deutlich erkennen.

Viele Pteromaliden (Hymenopteren) durchlaufen eine Reihe ganz absonderlich gestalteter Larvenstadien, deren specielle Gestalt noch durchaus nicht erklärt ist. Die Larven leben parasitisch in den Eiern, Larven und Puppen anderer Insekten, in welche die Pteromaliden ihre Eier vermittelst des Legestachels ablegen. Auffallend ist, dass die jüngsten Larven viel weniger weit entwickelte innere Organe besitzen, als dies sonst bei den ausschlüpfenden Larven der übrigen Insekten der Fall ist.

B) Die Embryonalentwickelung der Insekten

wollen wir am Beispiel derjenigen des Wasserkäfers (Hydrophilus) skizziren.

Das Ei ist gestreckt eiförmig, mit spitzem vorderen und stumpfem hinteren Pole. Die Furchung verläuft nach dem Typus derjenigen der centrolecithalen Eier und führt zur Bildung einer Blastosphaera. An dieser unterscheiden wir eine einschichtige, oberflächliche Lage kleiner Zellen, das Blastoderm, und den von diesen umhüllten Nahrungsdotter mit eingestreuten Kernen.

Die Bildung des Embryos geht nur von einer Seite, der zukünftigen Bauchseite der eiförmigen Blastosphaera aus, an welcher die Blastodermzellen höher sind als an der übrigen Oberfläche. Wir können diesen Theil des Blastoderms als Embryonalanlage bezeichnen. Frühzeitig lassen sich an ihr Segmentgrenzen als quere Streifen oder Linien bei äusserlicher Betrachtung unterscheiden. Vorn und hinten treten zwei seitliche Längsfurchen auf, die einander von vorn und hinten entgegenwachsend sich mit einander vereinigen und so an der Embryonalanlage einen peripheren Theil, die Seitenplatten, von einem centralen Theil, der Mittelplatte, abgrenzen. Die Mittelplatte sinkt in die Tiefe und bildet so den Boden einer rinnenförmigen, medio-ventralen Einstülpung, deren Ränder einander von beiden Seiten her entgegenwachsen. Die Einstülpung ist auf Fig. 351 A im Querschnitt dargestellt. Ihr Rand wird als Rand des Blastoporus aufgefasst. Wie sich die seitlichen Ränder dieses Blastoporus in der Mittellinie nähern und schliesslich mit einander verschmelzen, erläutert die Fig. 353 A, B, C. Nach Schluss des Blastoporus ist die Einstülpung zu einem medio-ventralen Längsrohre geworden, über welches das Blastoderm der früheren Seitenplatten continuirlich hinwegzieht. Aus dem eingestülpten Rohre geht das Mesoderm und vielleicht auch das Entoderm (Epithel des Mitteldarmes) hervor.

Noch vor dem Verschluss des Blastoporus tritt die Anlage des Amnions und der serösen Hülle, jener bei den Insekten so allgemein verbreiteten Embryonalhüllen auf.

Am Rande der Embryonalanlage erhebt sich nämlich eine Blastodermfalte, welche von allen Seiten immer weiter über die Embryonalanlage vorwächst und diese bedeckt. So kommt letztere in den Grund einer Höhlung zu liegen, deren anfangs weit offene Mündung durch Verwachsen der Amnionfalten immer kleiner wird und schliesslich — über dem Vordertheil der Embryonalanlage — gänzlich geschlossen wird. Querschnitt B

Fig. 351 zeigt die sich erhebenden Amnionfalten, Querschnitt C zeigt sie schon über der Embryonalanlage zu einer continuirlichen Decke verwachsen. Auf den Oberflächenbildern Fig. 353 sind die Falten mit *af'* und *af''* bezeichnet.

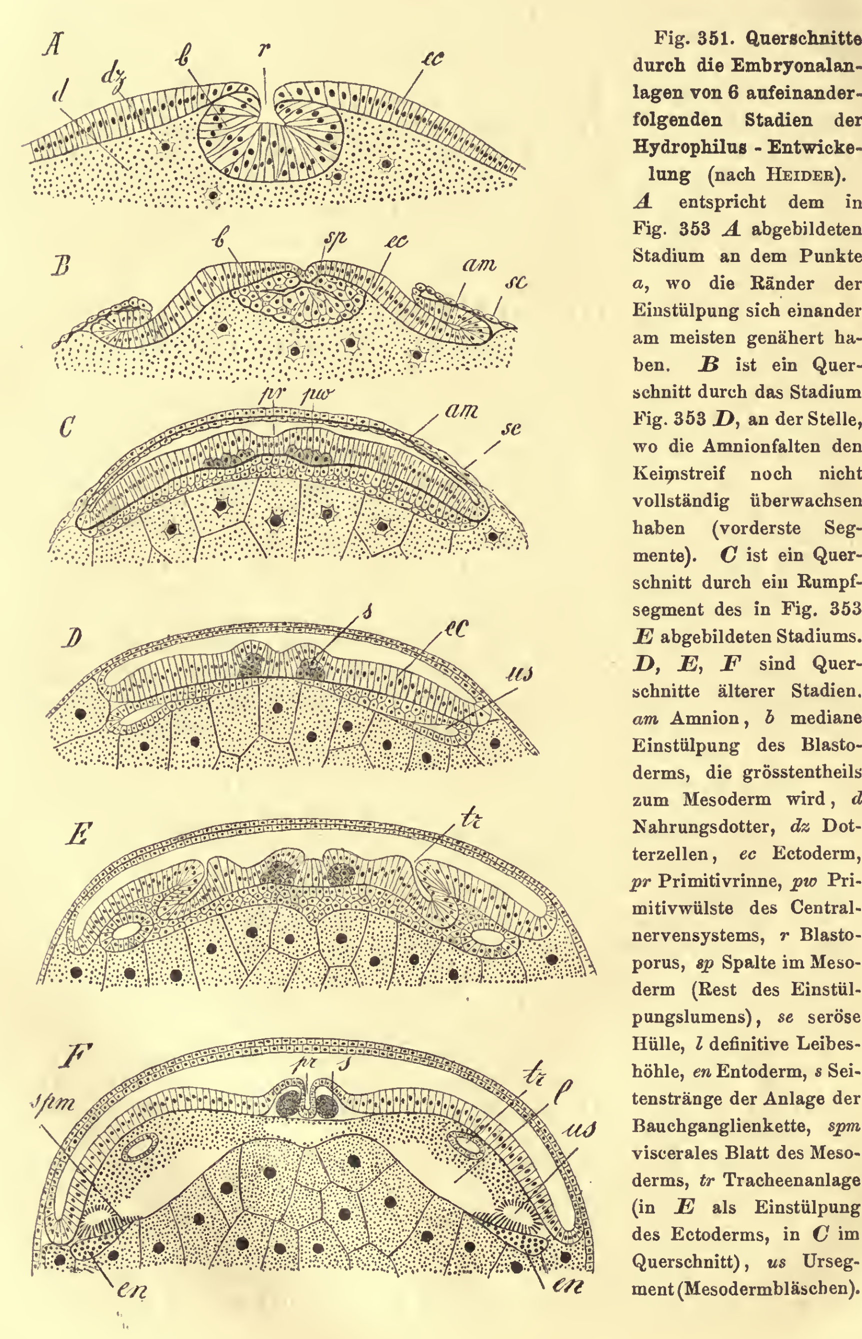


Fig. 351. **Querschnitte durch die Embryonalanlagen von 6 aufeinanderfolgenden Stadien der Hydrophilus-Entwickelung (nach Heider).** ***A*** entspricht dem in Fig. 353 ***A*** abgebildeten Stadium an dem Punkte *a*, wo die Ränder der Einstülpung sich einander am meisten genähert haben. ***B*** ist ein Querschnitt durch das Stadium Fig. 353 ***D***, an der Stelle, wo die Amnionfalten den Keimstreif noch nicht vollständig überwachsen haben (vorderste Segmente). ***C*** ist ein Querschnitt durch ein Rumpfsegment des in Fig. 353 ***E*** abgebildeten Stadiums. ***D***, ***E***, ***F*** sind Querschnitte älterer Stadien. *am* Amnion, *b* mediane Einstülpung des Blastoderms, die grösstentheils zum Mesoderm wird, *d* Nahrungsdotter, *dz* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *pr* Primitivrinne, *pw* Primitivwülste des Centralnervensystems, *r* Blastoporus, *sp* Spalte im Mesoderm (Rest des Einstülpungslumens), *se* seröse Hülle, *l* definitive Leibeshöhle, *en* Entoderm, *s* Seitenstränge der Anlage der Bauchganglienkette, *spm* viscerales Blatt des Mesoderms, *tr* Tracheenanlage (in ***E*** als Einstülpung des Ectoderms, in ***C*** im Querschnitt), *us* Ursegment (Mesodermbläschen).

Die Höhle, welche durch das Amnion gebildet wird, bezeichnet man als Amnionhöhle. Ihre Decke besteht ihrer Entstehung zu Folge aus 2 Epithellamellen, einer innern, welche am Rande der Embryonalanlage in deren Blastoderm sich fortsetzt und das eigentliche Amnion darstellt, und einer äussern, welche sich am Rande der Embryonalanlage in das Blastoderm der ganzen übrigen dorsalen Oberfläche des Eies fortsetzt und mit diesem zusammen eine ununterbrochene Epithelmembran darstellt, die seröse Hülle, welche das ganze Ei mit seiner Embryonalanlage und dem Amnion allseitig umgiebt.

Das Amnion und die seröse Hülle haben keinen Antheil am Aufbau des Embryos. Letzterer legt sich ausschliesslich aus dem Blastoderm der Embryonalanlage und aus dem eingestülpten Rohre an, welches wir als Keimstreifen bezeichnen wollen. Das Blastoderm der Embryonalanlage wächst nämlich an seinem peripheren Rande immer weiter gegen die Rückenseite vor, so dass es schliesslich als Ectoderm den Embryo allseitig umhüllt.

Diesen Vorgang, sowie das Schicksal des Amnions und der Serosa will ich, der Darstellung der übrigen Entwickelungsvorgänge vorgreifend, an der Hand folgender schematischer Abbildungen von Querschnitten

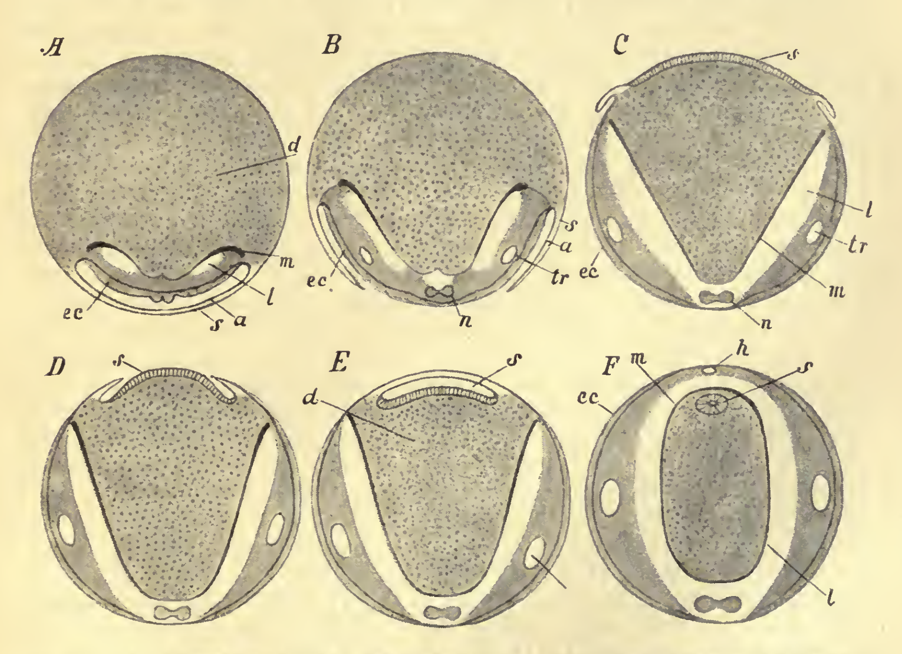


Fig. 352. **Schema der Bildung des Rückenrohres (Involutionsprocess der Embryonalhäute) bei Hydrophilus** (nach GRABER und KOWALEVSKY). ***A*** Querschnitt durch ein Ei, dessen Embryonalanlage noch von Amnion (*a*) und Serosa (*s*) überdeckt ist. ***B*** Amnion und Serosa sind in der Mittellinie verwachsen und zerrissen, haben sich daher nach Art einer Falte seitlich zurückgezogen. ***C*** Durch Contraction der Serosa rückt die Falte mehr dorsalwärts. ***D*** Die contrahirte Serosa (Rückenplatte) wird von der Falte überwachsen. ***E*** Durch Verwachsen der Falte ist das Rückenrohr zum Abschluss gekommen. ***F*** Der Mitteldarm ist dorsalwärts geschlossen und hat das Rückenrohr (*s*) in sich aufgenommen. *a* Amnion, *d* Nahrungsdotter, *h* Herz, *l* Leibeshöhle, *m* Mitteldarmanlage, *n* Nervensystem, *s* Serosa und deren Umwandlungsproducte: Rückenplatte und Rückenrohr, *tr* Tracheenhauptstamm, *ec* Ectoderm.

beschreiben. Fig. 352 A schliesst sich an Fig. 351 F an, nur ist dei Bauchseite des Embryos nach unten gekehrt. Auf Fig. 352 B sehen wir das Amnion und die seröse Hülle in der ventralen Mittellinie zerrissen, nachdem vorher eine Verwachsung derselben ebenfalls in der ventralen Mittellinie stattgefunden hatte. Amnion und seröse Hülle bilden deshalb jederseits eine ventralwärts vorragende Falte. Bei C hat sich die Serosa contrahirt und ist zu der sogenannten Rückenplatte geworden, die nunmehr aus hohem Cylinderepithel besteht. Gleichzeitig hat sich das Ectoderm der Embryonalanlage zu beiden Seiten weiter nach der Rückseite zu ausgebreitet. Bei D hat sich die Falte (welche aus dem Amnion und einem Theil der Serosa hervorging) nach oben umgeschlagen und die Rückenplatte hat sich noch stärker contrahirt. Bei E haben die Falten die Rückenplatte überwachsen, und ihre Ränder sind in der dorsalen Mittellinie verwachsen. Durch diesen Vorgang kommt das sogenannte R ü c k e n r o h r zu Stande, welches in den Dotter einsinkt. Das Ectoderm bedeckt jetzt den Embryo auch auf der Rückseite. Indem das Entoderm den Dotter ganz umwächst und in der dorsalen Mittellinie zum Verschluss gelangt, wird das den Dotter mitsammt dem Rückenrohr einschliessende Mitteldarmrohr gebildet. Mit dem Dotter wird dann auch im Innern des Mitteldarmes das Rückenrohr aufgelöst und resorbirt.

Bei andern Insekten verlaufen die Vorgänge in ähnlicher Weise. Die wichtigste Verschiedenheit wird dadurch bedingt, dass von Anfang an der Dotter zwischen das Amnion und die Serosa eindringt, so dass der Embryo mit dem Amnion tief in den Dotter eingesenkt erscheint. Nur an einer Stelle bleibt das Amnion mit der Serosa in Verbindung. An dieser Stelle verlöthen sich beide Membranen, und hier entsteht dann später durch Zerreissung ein Loch, aus welchem der Embryo mitsammt dem Amnion sich nach aussen ausstülpt. — Bei Lepidopteren kommt es nicht zur Bildung eines Rückenrohrs. Die Embryonalhäute werden hier einfach vom Embryo abgeschnürt und dienen der jungen Raupe als erste Nahrung. Aehnlich verhalten sich vielleicht die Dipteren und Hymenopteren.

Ich kehre nach dieser Abschweifung zur Darstellung der E n t w i c k e l u n g s v o r g ä n g e a n d e r E m b r y o n a l a n l a g e selbst zurück.

An den Querschnitt Fig. 351 A reiht sich der Querschnitt B eines etwas ältern Stadiums an. Der Blastoporus erscheint hier geschlossen. Das eingestülpte Rohr (Keimstreifen) ist dorsoventral comprimirt mit spaltförmigem Lumen. Der Querschnitt C von einem weitern Stadium zeigt uns den Keimstreifen flächenhaft unter dem Ectoderm der Embryonalanlage ausgebreitet. Letzteres ist zu beiden Seiten der Mittellinie verdickt und zweischichtig. Die verdickten Stellen sind Querschnitte von L ä n g s w ü l s t e n (P r i m i t i v w ü l s t e n), zwischen welchen eine seichte mediane L ä n g s r i n n e (P r i m i t i v r i n n e) vorhanden ist. Die tieferen Zellen der Längswülste bilden die zwei S e i t e n s t r ä n g e, aus denen die paarigen Theile des Bauchmarkes hervorgehen. Im Dotter hat sich auf diesem Stadium die sogenannte D o t t e r f u r c h u n g vollzogen, indem sich um jeden Dotterkern die zugehörige Dottermasse abgegrenzt hat und in dieser Weise grosse Dotterschollen entstanden sind.

Auf dem Querschnitt D sehen wir den Keimstreifen in zwei seitliche Hälften getheilt und in jeder Hälfte einen Spaltraum auftreten, der zur Höhlung der Ursegmente wird. Diese erscheinen auf dem Querschnitte E eines ältern Stadiums deutlicher abgegrenzt. Sie stellen M e s o d e r m b l ä s c h e n (U r w i r b e l) dar, welche sich jederseits segmental wiederholen. Das übrige Mesoderm des Keimstreifens hat sich in der Mittel-

linie wieder vereinigt. Jederseits neben den Primitivwülsten stülpt sich das Ectoderm ein zur Anlage einer Trachee. Diese Tracheenanlagen treten paarig und segmentweise auf, wie die ventrale Oberflächenansicht Fig. 354 zeigt, wo man die äussern Mündungen (Stigmen) sieht.

Auf dem einem weitern Stadium entnommenen Querschnitt F hat sich der Keimstreif von der Oberfläche des Dotters etwas zurückgezogen und lässt so einen Raum entstehen, der zur definitiven Leibeshöhle wird und später mit den Höhlen der Segmentbläschen verschmilzt.

Die Längsstämme der Tracheen sind schon gebildet. Man sieht ihren Querschnitt. Die Seitenstränge des Nervensystems haben sich vom Ectoderm (Hypodermis) gesondert, zwischen ihnen ist die Primitivrinne tiefer geworden. Die Verschmelzung ihres Bodens mit den Seitensträngen liefert die Quercommissuren des Bauchmarks. Jederseits finden wir zwischen dem Dotter und den Segmentbläschen eine neu aufgetretene Zellschicht. Diese Zellschicht stellt das Entoderm dar. Indem sie sich mit der Zeit überall auf der Oberfläche des Dotters ausbreitet, wird sie zum Epithel des den Dotter einschliessenden Mitteldarmes. Der Dotter wird später allmählich resorbirt. Die dem Entoderm anliegende Wand der Mesodermbläschen (die auch als Urwirbel bezeichnet werden) folgt dem Entoderm bei seiner Umwachsung des Dotters und liefert als viscerales Blatt des Mesoderms die Muskelwand des Mitteldarmes.

Lange bevor alle diese Vorgänge sich abgespielt haben, haben sich in der Kopfregion der Embryonalanlage das Stomodaeum, am Hinterende (am Endsegment) derselben das Proctodaeum als Ectodermeinstülpungen gebildet, welche später mit dem Mitteldarm in offene Verbindung treten. Die MALPIGHI'schen Gefässe entstehen als Ausstülpungen des ectodermalen Proctodaeums.

Die Gliedmaassen (Fig. 354) treten als paarige knospenförmige Ausstülpungen des Ectoderms und des darunter liegenden Mesoderms zu Seiten der Primitivwülste auf der Innenseite der Stigmen auf. Wichtig ist die Thatsache, dass ausser den Anlagen der bei dem erwachsenen Thier ausschliess-

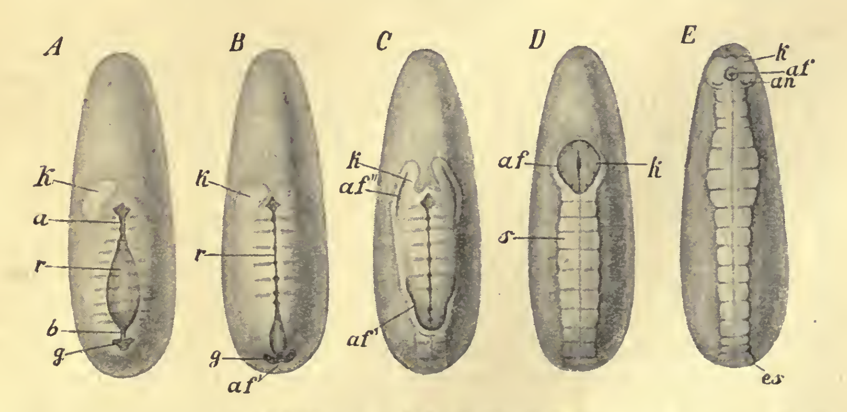


Fig. 353. *A—E* **Ventralansicht von 5 Entwickelungsstadien von Hydrophilus** (nach HEIDER). Das Vorderende ist nach oben gerichtet. *a* und *b* Stellen, an denen der Blastoporus zuerst sich schliesst, *af* Rand der Amnionfalte, *af'* Schwanzfalte, *af''* paarige Kopffalte des Amnions, *an* Antenne, *es* Endsegment, *g* grübchenförmige Einstülpung (Anlage der Amnionhöhle), *k* Kopflappen, *r* rinnenförmige, medio-ventrale Einstülpung *s* vom Amnion überdeckter Theil des Keimstreifs.

lich vorhandenen Kopf- und Brustgliedmaassen auf einem gewissen Stadium noch ganz deutliche Anlagen von Abdominalgliedmaassen (vergleiche besonders Fig. 354 B) vorkommen, von denen ganz besonders diejenigen des ersten Abdominalsegmentes sehr kenntlich sind. Diese Anlagen werden später rückgebildet.

Der Ursprung der beiden entodermalen Zellschichten, welche wir auf dem in Fig. 351 F abgebildeten Querschnitt auftreten sahen, ist schwer zu ermitteln. Auf dem Stadium, dem dieser Querschnitt entnommen ist, bildet die ganze Entodermanlage zwei seitliche Zellstreifen zwischen Dotter und den beiden Reihen der Mesodermbläschen. Vorn am Stomodaeum und hinten am Proctodaeum gehen die beiden Streifen in einander über. Auf

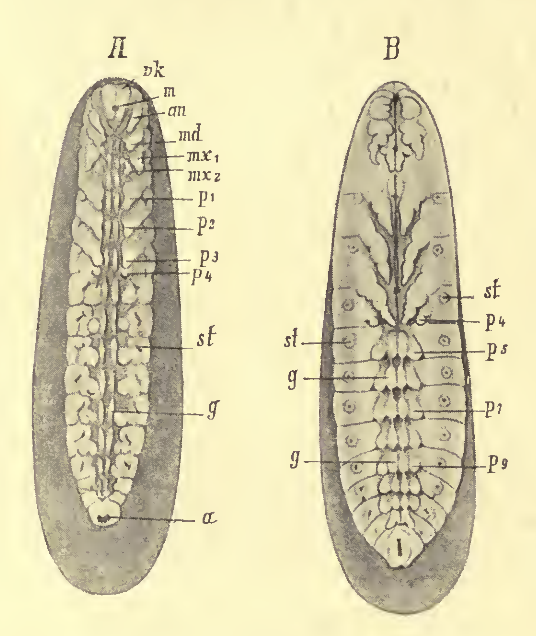


Fig. 354. *A* und *B* **Hydrophilus-Embryonen mit den Extremitätenanlagen** (nach HEIDER). Bei dem etwas älteren Embryo *B* sind die später verschwindenden Rudimente von Abdominalfüssen besonders deutlich zu sehen. *a* Afteröffnung, *an* Antenne, *g* Anlage der Bauchganglienkette, *m* Mundöffnung, *md* Mandibel, mx_1 1. Maxille, mx_2 2. Maxille (Anlage der Unterlippe), p_1, p_2, p_3 Thoraxbeinpaare, p_4, p_5, p_7, p_9 Extremitätenrudiment des 1., 2., 4. und 6. Abdominalsegmentes, *st* Stigmen, *vk* Vorderkopf.

früheren Stadien besteht das Entoderm aus einem vordern und einem hintern U-förmigen Doppelstreifen. Die anfangs sehr kurzen Schenkel des U sind am vordern Doppelstreifen nach hinten, am hintern nach vorn gerichtet, sie verlängern sich fortwährend, bis schliesslich die beiden vordern mit den beiden hintern zusammentreffen und so die beiden erwähnten seitlichen Entodermstreifen zu Stande kommen, die vorn und hinten in einander übergehen. Der erste Ursprung der beiden U-förmigen Doppelstreifen ist wahrscheinlich am Vorder- und Hinterende jener medianen Einstülpung des Blastoderms der Embryonalanlage zu suchen, welche sich nachher als Rohr, als Keimstreifen abschnürt und im übrigen Theile der Embryonalanlage ausschliesslich zu Mesoderm wird. Die ganze Einstülpung wäre demnach die Anlage von Mesoderm plus Entoderm und könnte als Gastrulaeinstülpung betrachtet werden. Auf einem Querschnitt durch den noch offenen vordersten Theil der Einstülpung würde der Boden derselben die Bildungszone des vordern U-förmigen Entodermdoppelstreifens darstellen, während die seitlichen, etwas ausgebuchteten Wände Mesoderm liefern. Der mesodermale Keimstreifen würde sich also vorn in zwei seitliche Ausbuchtungen einer Gastrulaeinstülpung fortsetzen, und man ist deshalb geneigt, die

Mesodermbildung der Insekten als eine Modifikation derjenigen Bildungsweise des Mesoderms zu betrachten, bei welcher dasselbe aus paarigen Ausstülpungen des Urdarms hervorgeht.

Nach einer andern Ansicht würde der Dotter mit seinen Dotterkernen das Entoderm darstellen und in nicht näher beobachteter Weise das Mitteldarmepithel liefern. Wieder andere Forscher behaupten, dass das gesammte Darmepithel vom Procto- und Stomodaeum aus gebildet wird.

Es würde sich möglicherweise lohnen, zu untersuchen, ob nicht das Entoderm von den Dotterzellen aus in ähnlicher Weise durch eine Art Mikromerenbildung zu Stande kommt, wie das Ectoderm so vieler Thiere, deren Eier viel Nahrungsdotter enthalten (vergl. p. 122 u. ff.).

Das Herz entsteht aus zwei seitlichen, anfänglich weit von einander getrennten Reihen von Mesodermzellen. Jede Reihe wird, indem ihre Zellen musculöse Ausläufe entsenden, zu einer Halbrinne. Beide Halbrinnen rücken einander entgegen, um sich später in der dorsalen Mittellinie zu dem Herzrohre zu vereinigen.

Das Gehirn entsteht in ähnlicher Weise wie das Bauchmark als zwei seitliche Ectodermverdickungen (Scheitelplatten), die ziemlich lange von einander getrennt bleiben, aber gleich bei ihrem ersten Auftreten mit den Seitensträngen des Bauchmarks in Continuität stehen. Ausserdem betheiligt sich jederseits noch eine Ectodermeinstülpung an der Bildung des Gehirns.

Ueber die Entwickelung der Augen der Insekten sind die Ansichten noch sehr getheilt. Nach neueren Untersuchungen erscheint es wahrscheinlich, dass sowohl die zusammengesetzten als die einfachen Augen aus Einstülpungen des Ectoderms hervorgehen, die sich als Augenblasen abschnüren und erst secundär mit dem Augentheil des Gehirns (Ganglion opticum) in Verbindung treten.

Das erste Auftreten der Geschlechtsorgane ist noch nicht genügend erforscht.

C) Die innern Vorgänge bei der Verwandlung der Insekten.

Bei den Insekten ohne oder mit allmählicher oder unvollkommener Verwandlung gehen die Organe der Larve continuirlich in diejenigen der Imago über. Es findet keine Auflösung und Zerstörung von larvalen Organen und kein neuer Aufbau der imaginalen Organe statt, wenn wir von dem Abwerfen von Tracheenkiemen und von der Neubildung der Flügel, der zusammengesetzten Augen u. s. w. absehen. Bei den Insekten mit vollkommener Verwandlung verhält sich die Sache anders. Die Organisation der Larven hat sich hier — ganz unabhängig von der Imago — an ganz specielle Existenzbedingungen angepasst.

Eine allmähliche continuirliche Umwandlung der Larvenorgane in die z. Th. ganz anders gestalteten und gebauten Organe der Imago, wobei die einzelnen Stadien sich selbständig ernähren würden, ist nicht denkbar, da die Organe auf den successiven Zwischenstufen zwischen der larvalen und der imaginalen Form kaum funktionsfähig sein könnten. Ausserdem beweisen zahlreiche Erscheinungen in den verschiedensten Abtheilungen des Thierreiches, dass Organe, welche während des Larvenlebens intensiv funktioniren, wenig entwickelungs- und umbildungsfähig sind. Sie werden häufig im weiteren Verlauf der Entwickelung resorbirt oder abgeworfen. So sehen wir denn bei den Insekten mit vollkommener Verwandlung den

Uebergang von der Larve zur Imago durch die Puppe vermittelt, welche sich, z. Th. auf Kosten der von der Larve angesammelten Reservenahrung, in die Imago umwandelt, ohne selbst auf Nahrungserwerb ausgehen zu können.

Um zu einem Verständniss der inneren Vorgänge bei der Verwandlung der holometabolischen Insekten zu gelangen, geht man am besten von den Larven von Corethra plumicornis (einem Zweiflügler aus der Abtheilung der Tipularien) aus. Im Allgemeinen gehen hier die Organe der Larve während der Verwandlung continuirlich in die der Puppe und der Imago über. Die Larve ist aber fuss- und flügellos. Die Anlagen dieser Organe bilden sich kurz vor der Verpuppung. Es treten dann nämlich am Thorax 3 Paar ventrale und 3 Paar dorsale Einstülpungen der Hypodermis auf, welche als Imaginalscheiben bezeichnet werden. Im Grunde dieser Einstülpungen erheben sich Auswüchse, die immer länger werden, während die Einstülpungen, in denen sie liegen, sich vertiefen (Fig. 355). Die Auswüchse in den sechs ventralen Einstülpungen sind die Anlagen der Thoracalgliedmassen, die Auswüchse der 2 hinteren dorsalen Paare von Imaginalscheiben sind die Anlagen der Flügel und Schwingkölbchen, welche also im Innern des Körpers geborgen liegen, bis sie zur Ausstülpung und Entfaltung gelangen. Die Muskeln der Flügel sind der Anlage nach, als Zellstränge, schon im Embryo vorhanden, sie beginnen sich aber erst zu Ende des Larvenlebens zu differenziren.

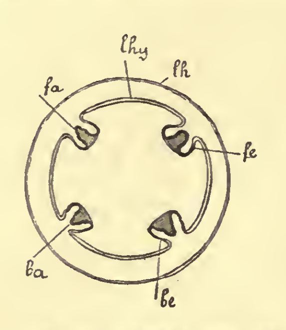


Fig. 355. Anlage der Imaginalscheiben bei der Larve von Corethra, schematisch. Einstülpungen (*fe* und *be*) der Larvenhypodermis (*lhy*), in deren Grunde die Anlagen der Flügel (*fa*) und Beine (*ba*) als Ausstülpungen sich erheben. *lh* Chitinhaut der Larve.

Die vollkommene Verwandlung ist bei manchen Insekten, vornehmlich den Musciden (Musca vomitoria) von viel tiefer eingreifenden Veränderungen begleitet.

Es muss zunächst hervorgehoben werden, dass die Unterscheidung von Larven-, Puppen- und Imaginalstadien sich auf äusserliche Erscheinungen stützt. In der innern Organisation ist die Reihe der Veränderungen eine continuirliche, es sind einerseits in der Larve schon die Anlagen imaginaler Organe vorhanden, während anderseits während der Puppenperiode die Larvenorgane nur allmählich verschwinden. Im ganzen und grossen stellt sich die innere Metamorphose so dar, dass die imaginalen Organe aus Theilen entsprechender Larvenorgane hervorgehen, welche als Bildungsherde während des Larvenlebens in einem indifferenten, embryonalen Zustande verharren, während die larvalen Organe in ihrem grössten, während des Larvenlebens funktionirenden Theile während der Verwandlung ganz allmählich zerfallen, verschwinden, und zwar in dem Maasse, als die imaginalen Theile zur Entwickelung gelangen. Bei der Auflösung und dem Zerfall der larvalen Organe spielen die amöboiden Blutkörperchen eine wichtige Rolle, indem sie als Phagocyten (Leukocyten) die Elemente der Larvenorgane angreifen und nach Art von Amöben in ihren Plasmaleib aufnehmen. Die so mit den Trümmern der larvalen Organe beladenen, in der Leibeshöhle wandernden Phagocyten werden dann später selbst wieder zur Ernährung der sich entwickelnden imaginalen Theile, hauptsächlich von Epithelien verwandt, indem sie in dieselben einwandern und aufgelöst werden.

In der Brust finden sich zu Ende des Larvenlebens ganz ähnliche Imaginalscheiben wie bei der Corethralarve. Nur liegen sie (Fig. 356) viel tiefer im Körper als dort und sind mit der Hypodermis durch lange Zellstränge verbunden, die nur in der Nähe der Imaginalscheiben hohl sind.

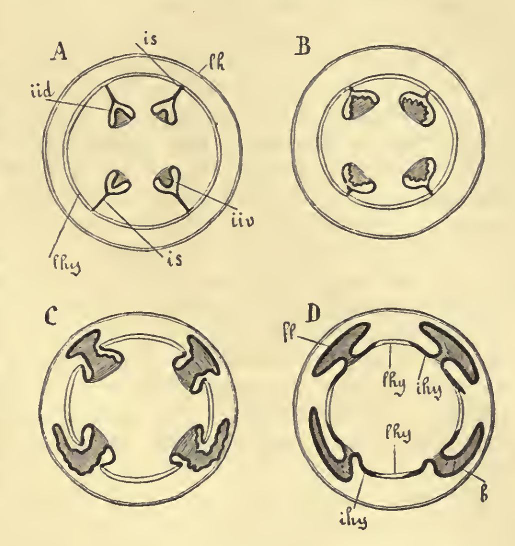


Fig. 356. ***A, B, C, D*** Schematische Darstellung der **Entwickelung der Flügel, Beine und der imaginalen Hypodermis der Musciden aus den Imaginalscheiben der Larve während der Verwandlung**, ideale Querschnitte. *lh* Chitinhaut der Larve, von der sich die darunter liegende Hypodermis der Larve (*lhy*) zurückgezogen hat, *iid* Imaginalscheiben der Flügel, *iiv* der Brustbeine, *is* ihre Verbindungsstränge mit der Hypodermis, *fl* Flügelanlagen, *b* Beinanlagen, *ihy* imaginale Hypodermis, sich bei ***D*** von den Imaginalscheiben aus ausbreitend. Die imaginalen Anlagen der Hypodermis sind mit dicken, schwarzen Conturen, die larvale Hypodermis durch 2 dünne, parallele Conturen angedeutet.

Brustgliedmaassen und Flügel legen sich in ganz ähnlicher Weise wie bei Corethra als Auswüchse im Innern der Imaginalblasen an. Später verkürzen sich die mit der Hypodermis in Verbindung stehenden Fortsätze der Imaginalscheiben und werden hohl. Dann platzt die Larvenhypodermis über den an die Oberfläche gerückten Imaginalscheiben, und die Füsse und Flügel treten an der Oberfläche frei zu Tage. Von den Imaginalscheiben aus breitet sich eine neue Hypodermisschicht über die Brust aus: die Anlage der imaginalen Hypodermis, während in demselben Maasse, als die imaginale Hypodermis sich ausbreitet, die larvale zerfällt und schwindet,

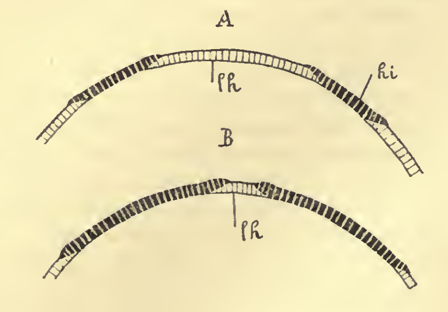


Fig. 357. ***A*** und ***B*** Schematische Darstellung der **Bildung der imaginalen Hypodermis am Abdomen der Musciden**, von den imaginalen Hypodermisinseln (*hi*) ausgehend. *lh* Larvale Hypodermis.

so zwar, dass larvale und imaginale Hypodermis zusammengenommen zu jeder Zeit während der Verwandlung eine continuirliche Decke um den Körper bilden.

Während an der Brust die Bildung der imaginalen Hypodermis von den Imaginalscheiben ausgeht, geht sie am Abdomen (später als an der

Brust) von Bildungsherden, sogenannten Inseln in der larvalen Hypodermis aus. An jedem Abdominalsegment finden sich 4 grössere und 2 kleinere Inseln (Fig. 357).

Man muss zum Verständniss dieser Vorgänge bei der Verwandlung stets im Auge behalten, dass die Häutung immer nur die Chitincuticula des Körpers betrifft, von der sich die darunter liegende Hypodermis zurückzieht und eine neue Chitinhaut unter der alten ausscheidet.

Die Bildung des Kopfes ist sehr eigenthümlich. Er ist bei der Larve als Schlund und mit diesem in Verbindung stehende Augenblasen in den Thorax eingestülpt und wird später bei der Verpuppung aus dem Thorax nach vorne ausgestülpt. Dabei wird der vordere Theil des Schlundes zum Halse, welcher nach Ausstülpung des Kopfes diesen mit dem Thorax verbindet.

Was die innern Organe anbetrifft, so scheinen das Herz und die Anlagen der Geschlechtsorgane der Larve direkt in die entsprechenden Organe der Puppe überzugehen.

Die gesammte Musculatur der Larve mit Ausnahme einiger Muskeln des zweiten Thoracalsegmentes geht zu Grunde. Das imaginale Bindegewebe und der grösste Theil der imaginalen Musculatur wird neu gebildet, und zwar von Mesodermelementen aus, welche frühzeitig an der Innenseite der Imaginalscheiben auftreten. Man glaubt, dass es die Imaginalscheiben selbst sind, welche ausser der Hypodermis der Brust die ihnen anliegende Mesodermschicht liefern, ein Punkt, der jedoch einer erneuten Untersuchung bedarf. Gewisse dorsale Muskeln des zweiten Thoracalsegmentes der Larve gehen nicht zu Grunde, sondern bilden sich unter zeitweisem Verlust der Querstreifung um und liefern die Flügelmuskeln der Imago.

Ein grosser Theil des larvalen Tracheensystems geht zu Grunde. Das imaginale Tracheensystem scheint sich aus zerstreuten Zellen und Zellgruppen der larvalen Tracheenhypodermis zu regeneriren.

Was den Darmkanal anbetrifft, so geht der grösste Theil des Mitteldarmes zu Grunde. Der imaginale Mitteldarm bildet sich neu aus zurückbleibenden Epithelinseln des larvalen Mitteldarmes. Ein Theil des Vorder- und Hinterdarms geht direkt aus Vorder- und Mitteldarm der Larve hervor, während andere Theile von ringförmigen Inseln oder Bildungsherden, den sogenannten Imaginalringen, des Vorder- und Hinterdarmes der Larve aus entstehen.

Vom Nervensystem geht der centrale Theil (Gehirn und Bauchmark) und wahrscheinlich auch die Aufangsstücke grösserer peripherischer Nerven unter eigenthümlichen Veränderungen und Umwandlungen aus den entsprechenden Theilen der Larve hervor.

Die Speicheldrüsen der Larve zerfallen und verschwinden, indem sie den Leukocyten zum Opfer fallen. Die imaginalen Speicheldrüsen regeneriren sich aus Imaginalringen der larvalen. Der larvale Fettkörper wird allmählich von den Leukocyten aufgezehrt.

Zerfall der Larvenorgane und Neubildung der imaginalen gehören, wie schon gesagt, nicht zwei zeitlich scharf getrennten Perioden an. Beide Vorgänge gehen neben einander einher, so dass im Allgemeinen weder in der äussern Gestalt, noch im Bau der Organe eine Discontinuität eintritt. Eine Discontinuität herrscht nur physiologisch in dem Sinne, dass die verschiedenen Organe während der Verwandlung ihre respektiven Funktionen nicht auszuüben vermögen.

Parthenogenesis. Cyklische Fortpflanzung. Paedogenesis.

Parthenogenesis kommt bei vielen Insekten, und zwar besonders häufig bei den Pflanzenläusen unter den Rhynchoten und bei vielen Hymenopteren vor, doch auch hier höchst wahrscheinlich nirgends als ausschliessliche Fortpflanzungsweise, sondern nur abwechselnd mit der Fortpflanzung durch befruchtete Eier. Bei den in Staaten zusammenlebenden Hymenopteren gehen aus den unbefruchteten Eiern ausschliesslich die Männchen hervor. Bei den *Aphiden* folgen im Sommer mehrere Generationen sich parthenogenetisch fortpflanzender, lebendig-gebärender, meist ungeflügelter Weibchen aufeinander. Die letzte, vivipare Sommergeneration aber erzeugt geflügelte *Männchen* und entweder geflügelte oder ungeflügelte *Weibchen*, deren befruchtete Eier überwintern. Aus diesen letzteren geht dann wieder die erste Sommergeneration parthenogenetisch sich fortpflanzender Weibchen hervor. Aehnlich ist der Fortpflanzungscyklus von *Phylloxera* mit dem Unterschied, dass alle Generationen flügellos sind, mit Ausnahme derjenigen, aus deren Eiern die geschlechtliche Generation (Männchen und Weibchen) hervorgeht. Phylloxera ist nicht lebendig-gebärend.

Sehr eigenthümlich sind die Fortpflanzungsverhältnisse von *Chermes*, von welcher Tannenlaus die Männchen bis vor kurzem überhaupt nicht bekannt waren.

Eine *ungeflügelte Generation* (von *Chermes abietis*) (I) überwintert auf der Fichte und legt im Frühjahr unbefruchtete Eier, aus denen eine *zweite geflügelte Generation* (II) von Weibchen hervorgeht. Ein Theil dieser Weibchen wandert *von der Fichte auf die Lärche* über. Aus ihren unbefruchteten Eiern geht eine *dritte ungeflügelte Generation* (III) von Weibchen hervor, welche auf der Lärche überwintert und im Frühling des 2. Jahres unbefruchtete Eier legt, aus denen eine *vierte geflügelte Generation* von Weibchen (IV) hervorgeht. Diese fliegen auf die Fichte zurück, aus ihren unbefruchteten Eiern entwickelt sich eine *fünfte Generation* (V) *von ungeflügelten Männchen und Weibchen.* Die aus den befruchteten Eiern dieser Generation hervorgehende *sechste Generation* (VI) entspricht wieder der überwinternden ersten Generation, von der wir ausgegangen sind. — Von der zweiten geflügelten Generation von Weibchen (II) war *aber ein Theil auf der Fichte zurückgeblieben.* Aus den unbefruchteten Eiern dieser auf der Fichte zurückbleibenden Weibchen entsteht eine ungeflügelte Generation von Weibchen, auf diese folgt dann wieder eine geflügelte Sommergeneration u. s. w. Es wechseln also in dieser Parallelreihe von Generationen auf der Fichte zurückbleibender Chermesindividuen jährlich zwei Generationen von Weibchen, eine geflügelte und eine ungeflügelte, ab, die sich aber beide parthenogenetisch fortpflanzen. Es ist nun wahrscheinlich, dass in dieser Parallelreihe die Generationen sich nicht ad infinitum parthenogenetisch fortpflanzen, dass vielmehr die Parallelreihe früher oder später wieder in die Stammreihe zurückschlägt, so dass dann wieder einmal eine Generation von Männchen und Weibchen auftritt. — Die einzelnen Generationen weichen in ihrer äussern Gestalt nicht unbedeutend von einander ab, auch abgesehen von dem abwechselnden Fehlen oder Vorkommen von Flügeln.

Die Aphiden lieferten uns ein Beispiel einer solchen cyklischen Fortpflanzung (*Heterogonie*), bei welcher die parthenogenetisch sich fort-

pflanzenden Weibchen lebendig-gebärend sind. Es entwickeln sich hier die unbefruchteten Eier schon im Innern des mütterlichen Körpers. Eine ähnliche Erscheinung kommt nun auch bei Dipteren (Cecidomyia) vor, doch wird hier das dem Ovarium entsprechende Keimorgan der parthenogenetisch sich fortpflanzenden Generationen von Weibchen schon sehr frühzeitig, nämlich auf dem Larvenstadium, reif. Die unbefruchteten Eier entwickeln sich auch hier im Innern des Larvenkörpers, so dass also in dem Fortpflanzungscyklus von Cecidomyia eine imaginale, sich geschlechtlich durch befruchtete Eier fortpflanzende Generation mit mehreren Generationen von parthenogenetisch sich fortpflanzenden viviparen Larven abwechselt. Diese specielle Art der Heterogonie nennt man Paedogenesis. Auch bei einer Chironomusart kann gelegentlich schon die Puppe Eier legen, die sich ganz in derselben Weise entwickeln, wie die befruchteten Eier der Imago.

D) Entwickelung der Myriapoden.

Die Embryonalentwickelung der Myriapoden weicht, soweit sie bekannt ist, nicht sehr von derjenigen der Insekten ab. Doch scheint es nicht zur Bildung von Embryonalhüllen zu kommen.

Wenn die jungen Myriapoden aus dem Ei schlüpfen, so sind sie entweder mit der definitiven Zahl von Segmenten und Beinen ausgestattet, wie dies bei den Scolopendriden und Geophiliden unter den Chilopoden der Fall ist, oder sie besitzen eine geringere Anzahl von Rumpfbeinpaaren, zu welchen hinten unter zahlreichen Häutungen der Thiere die noch fehlenden allmählich hinzukommen. Die Jungen der Scutigeriden und Lithobiiden unter den Chilopoden haben 7 Beinpaare. Die Zahl vermehrt sich dann bis auf 15. Die jungen Diplopoden (Fig. 358) hingegen haben nur 3 Paare von Füssen an 3 vorderen Rumpfsegmenten und einige hintere, noch gliedmaassenlose Segmente. Sie erinnern deshalb in ihrem Habitus an Insektenlarven. Allmählich treten hinten neue Segmente auf, die Zahl der Beinpaare vermehrt sich. Nach jeder Häutung ist die Zahl der Ringe eine grössere, gewöhnlich erfolgt die Zunahme sprungweise, so dass z. B. bei Polydesmiden Stadien mit 7, 9, 12, 15, 17, 18, 19 und schliesslich 20 Ringen aufeinanderfolgen. — Aus dem Vorstehenden ergiebt sich: erstens, dass bei vielen Myriapoden eine Art Metamorphose vorkommt, und zweitens, dass sich der Körper, was bei den Insekten nicht mehr zu erkennen ist, von vorn nach hinten differenzirt.

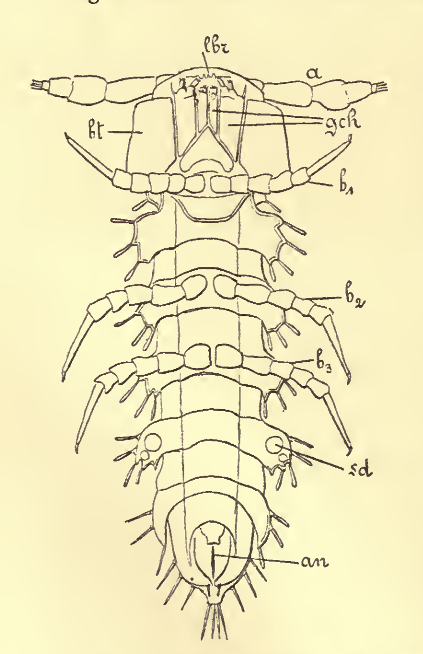


Fig. 358. **Larve von Polydesmus complanatus**, nach dem Ausschlüpfen (nach v. RATH). *lbr* Oberlippe, *a* Antenne, *bt* Backentheile, *gch* Gnathochilarium, b_1, b_2, b_3 die 3 Beinpaare der Larve, *sd* Saftdrüse, *an* Anus.

XIV. Phylogenie.

Von den heute lebenden Antennaten stehen vielleicht die Symphylen der gemeinsamen Stammform am nächsten. Doch sind auch sie schon einseitig entwickelt, und viele ihrer Organe, vor allem das Tracheensystem, zeigen durchaus kein ursprüngliches Verhalten. Aus der gemeinsamen Stammform der Antennaten sind einerseits die Myriapoden, anderseits die Stammform der Hexapoden hervorgegangen. Die einzelnen Ordnungen der Myriapoden haben sich vielleicht polyphyletisch entwickelt, während für alle Hexapoden eine gemeinsame Stammform anzunehmen ist, welcher die heute lebenden Apterygoten und besonders die Thysanuren nahe stehen. Es liegt nämlich kein specieller Grund vor, die Apterygoten als ursprünglich geflügelte Insekten zu betrachten, welche auf immer jüngern Stadien, schliesslich auf einem Larvenstadium, geschlechtsreif geworden wären.

Es lässt sich aber, wie mir scheint, wenigstens ein Grund gegen eine solche Auffassung vorführen, und dieser beruht in dem Vorkommen jener ausstülpbaren Bläschen am Abdomen der Thysanuren, welche wohl bei Myriapoden (Lysiopetaliden und Symphylen) vorhanden sind, bei den Pterygoten aber fehlen oder doch höchstens in einem Paare am vordersten Abdominalsegment vorübergehend beim Embryo auftreten. Von der apterygotenähnlichen Stammform aller Hexapoden ist die Stammform der geflügelten Insekten abzuleiten, aus welcher die verschiedenen Insektenordnungen hervorgegangen sind. Diese haben sich wohl unabhängig von einander entwickelt. Doch haben diejenigen unter ihnen, deren Mitglieder eine allmähliche oder eine unvollkommene Verwandlung durchmachen, ursprüngliche Charaktere in grösserem Maasse beibehalten als die übrigen. Von diesen letzteren sind es wieder die Lepidopteren, Hymenopteren und Dipteren, die sich am meisten von der Stammform entfernen und in denen die Organisation der Insekten zur höchsten Entfaltung gelangt.

Was das Verhältniss der Antennaten zu den Protracheaten (Peripatus) anbetrifft, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass beide Klassen stammverwandt sind und dass Peripatus viel mehr als irgend ein Glied der Antennatenklasse ursprüngliche Wurmcharaktere beibehalten hat.

Uebersicht der wichtigsten Litteratur.

I. Myriapoda.

Anatomie.

J. Bode. *Polyxenus lagurus de Geer. Ein Beitrag zur Anatomie, Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Chilognathen. Diss. und in: Zeitschrift f. d. gesammt. Naturwissenschaften.* 1877.

Léon Dufour. *Recherches anatomiques sur le Lithobius forficatus et la Scutigera lineata. Ann. sciences nat. Tom. II.* 1824.

Hugo Eisig. *Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Berlin* 1887. (*Enthält Betrachtungen über die Morphologie der Coxaldrüsen, Spinndrüsen, Speicheldrüsen, Nephridien der Myriapoden, Hexapoden, Protracheaten.*)

L. Fabre. *Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriapodes. Annales scienc. nat.* 4⁰. *Zool. III.* 1855.

H. Grenacher. *Ueber die Augen einiger Myriapoden. Arch. f. mikr. Anatomie.* 18. *Bd.* 1880.

Erich Haase. *Das Respirationssystem der Symphylen und Chilopoden. Zool. Beiträge von A. Schneider.* 1. *Bd.* 1884.

Robert Latzel. *Die Myriapoden der österreichisch-ungarischen Monarchie. Erste und zweite Hälfte. Wien* 1880—1884.

Georges Newport. *On the organs of reproduction and the development of the Myriapoda. Philos. Transact. Roy. Soc. London* 1841 (*vergl. auch Ann. Magaz. Nat. History.* 1°. *VIII.* 1842).

Derselbe. On the structure, relations and development of the nervous and circulatory systems. Ibid. 1843.

Otto vom Rath. *Beiträge zur Kenntniss der Chilognathen. Dissertation. Bonn* 1886.

Friedr. Stein. *Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Myriapoden etc., in: Müller's Archiv. Jahrg.* 1842.

Ausserdem Schriften von Newport, Stein, Plateau, Voges, Sograf, Humbert Chatin, Karlinski, Meinert, Haase, Brandt, Koch, Gervais, Mac Leod, Packard, Ryder, Scudder, Savigny, Tömösváry, Wood-Mason, Heathcote, Brandt.

Ontogenie.

E. Metschnikoff. *Embryologie der doppelfüssigen Myriapoden (Chilognatha). Zeitschr. f. wiss. Zool.* 24. *Bd.* 1874.

Derselbe. Embryologisches über Geophilus. Ibidem. 25. *Bd.* 1875.

II. Hexapoda.

Anatomie.

G. Ernst Adolph. *Ueber Insektenflügel. Nova Acta Ks. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturforscher.* 41. *Bd.* 1880.

Blanchard. *Insekten in „Règne animal de Cuvier“.*

F. Brauer. *Systematisch-zoologische Studien. Sitz.-Ber. math.-naturwiss. Klasse k. Akad. Wiss.* 91. *Bd.* 1. *Abth. Wien* 1885.

Eduard Brandt. *Zahlreiche deutsch geschriebene Abhandlungen über das Nervensystem der verschiedensten Insekten, in: Horae societatis entomologicae rossicae.* 14. *und* 15. *Bd.* 1879.

E. Burgess. *Contributions to the anatomy of the milk-weed butterfly (Danais Archippus). Anniv. Memoirs Boston Soc. Nat. Hist.* 1880.

Burmeister. *Handbuch der Entomologie. Berlin I* 1832; *II* 1838—1839.

Justus Carrière. *Die Sehorgane der Thiere, vergleichend-anatomisch dargestellt. München und Leipzig.* 1885.

Carl Chun. *Ueber den Bau, die Entwickelung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten. Abhandl. Senkenb. Naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M.* 10. *Bd.* 1875.

Léon Dufour. *Recherches sur les Hémiptères, les Orthoptères, les Hymenoptères, les Nevroptères et les Diptères. Mém. Acad. de sciences. Paris t. IV* 1833, *t. VII* 1841, *t. XI* 1851. *Ausserdem zahlreiche Monographien in den Annales des sciences naturelles.*

V. Graber. *Ueber den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. f. mikr. Anat.* 9. *Bd.* 1873.

Derselbe. Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Denkschr. math.-naturwiss. Klasse Akad. Wissensch. Wien. 36. *Bd.* 1875.

Derselbe. Die Insekten. 2 *Theile, in: „Naturkräfte“.* 21. *und* 22. *Bd. München* 1877.

Derselbe. Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. f. mikr. Anatomie. 20. *Bd.* 1882.

Battista Grassi. *I progenitori dei Miriapodi e degli insetti.* 7 *Abhandl. von* 1886—1888 *in den Publikationen verschiedener italienischer Akademien und Gesellschaften. Betreffen hauptsächlich die Apterygoten und Scolopendrellen.*

H. Grenacher. *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen* 1879.

F. Grosse. *Beiträge zur Kenntniss der Mallophagen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 42. *Bd.* 1885.

E. Haase. *Ueber Adominalanhänge bei Hexapoden. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. naturf. Freunde in Berlin.* 1889.

G. Hauser. *Physiologische und histiologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 34. *Bd.* 1880.

F. E. Helm. *Ueber die Spinndrüsen der Lepidopteren. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 26. *Bd.* 1875.

Bruno Hofer. *Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparates von Blatta. Nova Acta K. Leop.-Carol. Akad. Naturforscher.* 51. *Bd.* 1887.

K. Jordan. *Anatomie und Biologie der Physapoda. Zeitschr. f. wiss. Zoologie.* 47. *Bd.* 1888.

Fr. Leydig. *Zum feinern Bau der Arthropoden. Müller's Archiv.* 1855. *Ferner ausser den Lehrbüchern über Histologie noch viele andere Schriften, die besonders für die Histologie der Tracheaten und die Kenntniss ihrer Sinnesorgane grundlegend waren.*

Joseph Heinrich List. *Orthezia cataphracta. Eine Monographie. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 45. *Bd.* 1887.

John Lubbock. *Monograph of the Collembola and Thysanura. Ray Society London.* 1873.

Derselbe. Ursprung und Metamorphosen der Insekten. Jena 1876.

P. Lyonet. *Traité anatomique de la chenille, qui ronge le bois de saule. La Haye* 1762.

J. Mac Leod. *La structure des trachées et la circulation péritrachéenne. Bruxelles* 1880.

Meinert. *Anatomia Forficularum. Dissert. I. Kjöbenhavn* 1863.

H. Michels. *Beschreibung des Nervensystems von Oryctes nasicornis im Larven-, Puppen- und Käferzustande. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 34. *Bd.*

Newport. *„Insecta", in: Cyclopaedia of anatomy and physiology. vol II.* 1839.

J. T. Oudemans. *Beiträge zur Kenntniss der Thysanura und Collembola. Berlin* 1888. *Holländische Ausgabe: Amsterdam* 1887.

J. A. Palmén. *Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors und Leigzig* 1877.

Derselbe. Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors 1884.

W. Patten. *Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitth. Zool. Station zu Neapel.* 6. *Bd.* 1886.

F. J. Pictet. *Recherches pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Phryganides. Genève* 1834.

Réaumur. *Mémoires pour servir à l'historie des Insectes. Paris.* 12 *vol.* 1734—42.

J. C. Savigny. *Mémoires sur les animaux sans vertèbres.* 1. *Partie.* 1. *fascicule. Paris* 1816.

Emil Schindler. *Beiträge zur Kenntniss der Malpighi'schen Gefässe der Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 30. *Bd.* 1878.

A. Sommer. *Ueber Macrotoma plumbea. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. Zeitschr. f. wissensch. Zool.* 41. *Bd.* 1885.

Joh. Swammerdam. *Historia insectorum generalis. Utrecht* 1669.

Derselbe. Bijbel der natuure. Lugd. Bat. 1737—38. *Bibel der Natur* 1752.

Strauss-Dürkheim. *Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés et anatomie descriptive du Melolontha vulgaris. Paris, mit Atlas,* 1828.

E. Witlaczil. *Zur Anatomie der Aphiden. Arb. Zool. Instit. zu Wien.* 4. *Bd.* 1882.

Derselbe. Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 43. *Bd.* 1885—86.

Derselbe. Die Anatomie der Psylliden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 42. *Bd.* 1885.

Grössere zusammenfassende, jedoch vorwiegend oder ausschliesslich systematische und biologische Werke von Bonnet, Rösel von Rosenhof, Ch. de Geer, Kirby and Spence, Ratzeburg, O. Heer, Taschenberg, Jäger, Westwood u. s. w.

Ich citire noch ohne irgendwelche Ordnung die Namen weiterer Autoren: Plateau, Gerstäcker, Landois, Kirbach, Langhoffer, Haase, Graber, Breitenbach, Walter, Liénard, Wood-Mason, Paul Mayer, Leon, Geise, Osc. Schmidt, Will, Leuckart, F. Dahl, H. von Wielowiejski, Emery, Forel, Engelmannn, Simmermacher, Koestler, Spichardt, Packard, Kraepelin, Berger, Flögel, Dietl, Zimmermann, Cholodkovsky, Dewitz, Korschelt, Faussek, Landois, Claus, v. Siebold, Pagenstecher, Hanin, A. Dohrn, F. Müller, Adler, Cattie, Krancher, Grenacher, Hickson, Tichomiroff, Vayssière, Riley, Meinert, Scudder, Leydig, Schiemenz, Grassi, Beauregard, Wedde, Balbiani, Schneider, Redtenbacher, Miall and Denny, Audouin, Westwood, Wagner, Lacaze-Duthiers, Stein, Nicolet, Gerstfeld, Brullé, Lubbock, Semper, Kölliker, Claparède, Rathke, Hensen, Lespès, Rabl-Rückhard, Grobben, Plateau, Carlet, Dimmock, Bolles Lee, Knüppel, Ruland, Malpighi, Suckow, Loew, Targioni-Tozzetti, Owsjanikoff, Joh. Müller, Brandt, Dareste, Serville, T. de Charpentier, L. H. Fischer, Pictet, Hagen, Kirby, Curtis, Kaltenbach, Lichtenstein, Becher, O. Taschenberg, Herold, P. und Fr. Huber, de Saussure, Brunner v. Wattenwyl.

Fortpflanzung und Entwickelung.

H. Ayers. *On the development of Oecanthus niveus and its parasite, Teleas. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. vol.* 3. 1884.

F. Brauer. *Betrachtungen über die Verwandlungen der Insekten im Sinne der Descendenz-Theorie. Verh. d. k. k. zool.-botan. Gesellsch. in Wien.* 19. *Bd.* 1869.

N. Bobretzky. *Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 31. *Bd.* 1878.

L. Dreyfus. *Ueber Phylloxerinen. Dissertation. Wiesbaden* 1889.

M. Fabre. *L'hypermétamorphose et les moeurs des Méloïdes. Ann. sciences natur.* 4°. *vol.* 7. 1857

Ganin. *Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 19. *Bd.* 1869.

V. Graber. *Ueber die Polypodie der Insektenembryonen. Morph. Jahrb.* 13. *Bd.* 1888.

B. Grassi. *Studi sugli Artropodi. Intorno allo sviluppo delle api nell'uovo. Atti Acad. Scienze nat. Catania.* 3°. *vol.* 18. 1884.

Berthold Hatschek. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaische Zeitschr.* 11. *Bd.* 1877.

K. Heider. *Ueber die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus piceus L. Abhandl. der Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin* 1885/86.

O. *und* **R. Hertwig.** *Die Cölomtheorie. Jena* 1881.

A. Korotneff. *Die Embryologie der Gryllotalpa. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 41. *Bd.* 1885.

A. Kowalevsky. *Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. impér. Pétersbourg.* 7°. *vol.* 16. 1871.

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwickelung der Musciden. I. Zeitsch. f. wissensch. Zoologie. 45. *Bd.* 1887.

R. Leuckart. *Die Fortpflanzung und Entwickelung der Pupiparen. Abhandl. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle.* 4. *Bd.* 1858.

Derselbe. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyialarven. Arch. für Naturgesch. 1865.

E. Metschnikoff. *Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 16. *Bd.* 1866.

W. Patten. *The development of Phryganids, with a preliminary note on the development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Science. N. S. vol.* 24. 1884.

J. van Rees. *Beiträge zur Kenntniss der innern Metamorphose von Musca vomitoria. Zool. Jahrb. von Spengel. Abth. f. Anat. und Ontog.* 3. *Bd.* 1888.

Viallanes. *Recherches sur l'histologie des Insektes et sur les phénomènes, qui accompagnent le développement postembryonnaire de ces animaux, in: Annal. scienc. natur. zool.* 6°. *vol.* 14. 1882.

Alfred Voeltzkow. *Entwickelung im Ei von Musca vomitoria und: Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwickelung im Ei bei Insekten. Arb. aus dem zool.-zoot. Institute zu Würzburg.* 9. *Bd.* 1. *Heft.* 1889.

N. Wagner. *Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insektenlarven. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 13. *Bd* 1860.

Aug. Weismann. *Die Entwickelung der Dipteren im Ei. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 13. *Bd.* 1863.

Derselbe. Die nachembryonale Entwickelung der Musciden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 14. *Bd.* 1864.

Derselbe. Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 16. *Bd.* 1866.

Emanuel Witlaczil. *Entwickelungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 40. *Bd.* 1884.

Weitere Autoren: Brauer, Ganin, Pagenstecher, Metschnikoff, Blochmann, Dreyfus, Fabre, Balbiani, A. Brandt, Bütschli, Dewitz, Dohrn, Graber, O. v. Grimm, Kölliker, Leuckart, Melnikow, P. Mayer, A. S. Packard, Tichomiroff, Zaddach, Rathke, Robin, Henking.

III. Klasse. **Arachnoidea sive Chelicerota. Spinnenartige Gliederfüssler.**

Systematische Uebersicht.

I. Ordnung. Scorpionidea. Scorpione (Fig. 360, p. 529).

Der Körperstamm zerfällt in einen gedrungenen, ungegliederten Cephalothorax und ein grosses, langes, gegliedertes Abdomen. Am Abdomen ist selbst wieder ein dickes und breites, 7-gliedriges Praeabdomen von einem schmalen, gestreckten, 5-gliedrigen Postabdomen abgesetzt. Das Endglied des letztern trägt einen Giftstachel. Auf der Bauchseite des 2. Abdominalsegmentes jederseits ein kammförmiger Anhang. Kieferfühler (Cheliceren) und Kiefertaster (Pedipalpen) endigen mit Scheeren. Pedipalpen beinförmig, mit grosser Scheere. 4 Paar Fächertracheen („Lungen"), deren Stigmen an der Bauchseite des 3. bis 6. Abdominalsegmentes liegen. Euscorpius, Buthus, Androctonus.

II. Ordnung. Solpugidea. Walzenspinnen (Fig. 359, p. 528).

Kopf gesondert. Brust 3-gliedrig, Hinterleib 10-gliedrig, walzig. Cheliceren mit Scheeren, Pedipalpen beinförmig, lang. Röhrentracheen. Ein Paar Stigmen am 1. Thoracalsegment und je ein Paar am 2. und 3. Abdominalsegment. Galeodes, Solpuga.

III. Ordnung. Pseudoscorpionidea (Chernetidae). Afterscorpione (Fig. 361, p. 529).

Kopfbrust ungegliedert oder mit zwei Querfurchen, Abdomen breit, platt, 11-gliedrig. Weder Giftstachel noch Schwanzfaden vorhanden. Cheliceren und Pedipalpen ähnlich wie bei den Scorpioniden. Röhrentracheen. Zwei Stigmenpaare am 2. und 3. Abdominalsegmente. Mit Spinndrüsen. Kleine Thiere. Chernes, Chelifer, Obisium, Chthonius.

IV. Ordnung. Pedipalpi (Thelyphonidae). Geisselscorpione, Skorpionsspinnen (Fig. 365, p. 536).

Kopfbrust ungegliedert, deutlich vom Hinterleib abgesetzt. Letzterer niedergedrückt, aus 11—12 Segmenten bestehend. Cheliceren klauenförmig. Pedipalpen gross, endigen entweder klauen- oder scheerenförmig. Erstes Beinpaar mit geisselartigem Ende, fühlerartig. Zwei Paar Fächertracheen, deren Stigmen an der Bauchseite des 2. und 3. Hinterleibsringes liegen. Thelyphonus (3 letzte Abdominalsegmente bilden einen stummelförmigen, vom übrigen Abdomen deutlich abgesetzten Abschnitt, welcher einen langen, gegliederten Schwanzfaden trägt). Phrynus.

In die Nähe der Pedipalpen sind vielleicht die kleinen, mangelhaft bekannten Abtheilungen der Tartariden und Microthelyphoniden zu stellen.

V. Ordnung. Phalangidea. Afterspinnen.

Kopfbrust ungegliedert, Hinterleib dick und gedrungen, mit seiner ganzen Breite der Kopfbrust ansitzend, 6-gliedrig. Cheliceren scheerenförmig, Pedipalpen beinförmig, Beine oft ausserordentlich lang und dünn. Röhrentracheen mit einem Stigmenpaar, das ventral an der Grenze von Kopfbrust und Abdomen liegt. Ohne Spinndrüsen. Rhalangium, Leiobunum, Gonyleptus.

VI. Ordnung. Cyphophthalmidea.

(Wird oft als Familie zu der vorhergehenden Ordnung gestellt.)

Kopfbrust ungegliedert, Abdomen 8-gliedrig. Habitus der Pseudoscorpioniden. Cheliceren und Pedipalpen ähnlich wie bei Rhalangiden. Röhrentracheen. Cyphophthalmus (ohne Spinndrüsen, mit einem Stigmenpaar an der Bauchseite des 1. Abdominalsegmentes). Gibbocellum (Spinndrüsen an der Basis des Hinterleibs hinter der Geschlechtsöffnung; zwei Paar Stigmen am 2. und 3. Abdominalsegment). (Fig. 373, p. 547.)

VII. Ordnung. Araneidea. Spinnen.

Kopfbrust ungegliedert und Hinterleib ungegliedert, letzterer gross eiförmig. Hinterleib durch einen engen, kurzen Stiel von der Kopfbrust abgesetzt. 4—6 Paar Spinnwarzen am Ende des Hinterleibs. Cheliceren klauenförmig, mit Giftdrüse. Pedipalpen beinförmig, Endglied beim Männchen in eigenthümlicher Weise zu einem Uebertragungsorgan des Samens bei der Begattung umgestaltet (Fig. 378, p. 554). Entweder ausschliesslich Fächertracheen oder Fächertracheen und Röhrentracheen zugleich.

1. Unterordnung. Tetrapneumones.

Mit 4 Fächertracheen, ohne Röhrentracheen. Die beiden Stigmenpaare ventral hinter der Basis des Abdomens. Meist 4 (bei Atypus 6) Spinnwarzen. Mygale (Avicularia, Fig. 375, p. 549), Cteniza, Atypus.

2. Unterordnung. Dipneumones.

Mit 2 Fächertracheen, die mit 2 Stigmen an der Basis des Hinterleibes ausmünden und mit Röhrentracheen, die mit einem unpaaren (seltener paarigen, Dysderidae) Stigma hinter dem Stigmenpaar der Fächertracheen ausmünden. Das unpaare Stigma der Röhrentracheen ist meist weit nach hinten gerückt, so dass es vor den Spinnwarzen liegt. Mit 6 Spinnwarzen. Hierher die meisten Spinngewebe anfertigenden Spinnenthiere. Fam. Dysderidae (2 Stigmen für die Fächertracheen), Dysdera, Segestria. Fam. Saltigradae, Springspinnen: Salticus, Attus. Fam. Citigradae (Lycosidae), Wolfspinnen: Lycosa, Tarantula. Fam. Laterigradae, Krabbenspinnen: Micrommata, Philodromus, Xysticus. Fam. Tubitelariae, Röhrenspinnen: Dictyna, Tegenaria, Agelena, Argyroneta, Drassus, Clubiona. Fam. Retitelariae, Netzspinnen: Linyphia, Theridium, Pholcus. Fam. Orbitelariae, Radspinnen: Epeira, Zilla, Meta.

VIII. Ordnung. Acarina. Milben.

Hinterleib mit der Kopfbrust verschmolzen. Körper ungegliedert. Mundtheile beissend oder stechend und saugend. Athmungsorgane können fehlen oder vorkommen, im letzteren Fall sind sie Tracheen. Viele Milben leben parasitisch. A) Mit Tracheen versehene Milben: Fam. Trombidiidae, Laufmilben: Trombidium. Fam. Tetranychidae: Tetranychus. Fam. Hydrachnidae, Wassermilben: Atax, Hydrachna, Hydrodoma. (Die Unterfamilie der Halacariden, Meeresmilben [Aletes, Halacarus] tracheenlos.) Fam. Bdellidae, Schnabelmilben: Bdella. Fam. Oribatidae, Hornmilben: Oribata, Leiosoma. Fam. Gamasidae, Käfermilben: Gamasus (Fig. 362, p. 530), Uropoda. Fam. Ixodidae, Zecken: Ixodes, Argas. B) Milben ohne Tracheen: Fam. Tyroglyphidae, Käsemilben: Tyroglyphus. Fam. Dermalei-

chidae: Listrophorus, Analges. Fam. Sarcoptidae, Krätzmilben: Sarcoptes. Fam. Demodicidae, Haarbalgmilben: Demodex. Fam. Phytoptidae, Gallmilben: Phytoptus.

Anhang zur Klasse der Arachnoidea.

Die Linguatuliden (Pentastomiden). Zungenwürmer.

Körper wurmförmig, meist abgeflacht, äusserlich geringelt. Keine Mundwerkzeuge. Zwei Paar bewegliche Haken in der Umgebung des Mundes. Sinnesorgane, Tracheen, MALPIGHI'sche Gefässe und Mitteldarmdivertikel fehlen. Männliche Oeffnung vorn, hinter dem Mund, weibliche am hintern Körperende. Schmarotzer. Pentastomum. P. taenioides (Fig. 379, p. 556). Parasitisch in der Nasen- und Rachenhöhle und im Hirnsinus des Hundes und Wolfes. Die Embryonen gelangen, eingeschlossen in ihre Eihüllen, mit dem Nasenschleim nach aussen. Wenn sie in den Darm eines Kaninchens oder eines Hasen (oder auch einiger anderer Säugethiere) aufgenommen werden, so werden die Embryonen frei, dringen durch die Darmwand hindurch und in die Leber oder Lunge hinein. Hier kapseln sie sich ein und durchlaufen unter vielfachen Häutungen eine merkwürdige Metamorphose, deren Endresultat eine Larve ist, die man mit dem Namen Pentastoma denticulatum belegt hat. Diese Larve durchbricht schliesslich ihre Kapsel und bewegt sich umher. Gelangt sie in irgend einer Weise (wohl meist mit dem Fleische des Hasen oder Kaninchens) in den Mund und Rachen des definitiven Wirthes, so sucht sie sich ihren zukünftigen Aufenthaltsort auf und entwickelt sich unter Häutungen zum ausgebildeten Pentastomum.

I. Aeussere Organisation.

A) Der Körperstamm.

Wenn wir den Körperstamm der Arachnoiden mit demjenigen der Antennaten vergleichen, so fällt uns als wichtigster Unterschied derjenige auf, dass sich bei den erstern meistens ein von der Brust gesonderter Kopf oder, was dasselbe sagen will, eine vom Kopf gesonderte Brust nicht unterscheiden lässt. Am Körperstamm der Arachnoiden sind vielmehr fast immer eine Anzahl vorderer Segmente, wahrscheinlich 7, zu einem meist ungegliederten Körperabschnitt, der Kopfbrust oder dem Cephalothorax, verschmolzen. An diese Kopfbrust schliesst sich dann hinten ein aus einer verschiedenen Anzahl von gesonderten oder verschmolzenen Segmenten bestehender Hinterleib (Abdomen) an, der indessen, wie dies bei den Acarinen (Milben) und Linguatuliden (?) der Fall ist, selbst wieder mit der Kopfbrust verschmelzen kann, so dass dann der Körperstamm weder segmentirt noch in Regionen abgetheilt erscheint. Wir stossen also auch innerhalb der Klasse der Arachnoidea nicht nur auf Verschmelzungen

von Segmenten, auf eine Verwischung der Segmentation, sondern auch auf eine fortschreitende Concentration des ganzen Körpers; denn es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, dass auch bei den Arachnoiden diejenigen Formen, bei denen der Körperstamm am reichsten und vollständigsten gegliedert ist, hierin ein ursprünglicheres Verhalten zeigen als die übrigen Formen. Am reichsten ist die Gliederung bei den Scorpioniden und Solpugiden, doch ist sie bei beiden Gruppen sehr verschiedenartig. Die specielle Art der Gliederung nimmt bei beiden unsere besondere Aufmerksamkeit in Anspruch.

Die Solpugiden (Fig. 359) erinnern in der Gliederung ihres Körperstammes ausserordentlich an die Insekten. Im Gegensatz zu allen übrigen Arachnoiden ist bei ihnen nicht nur der dem Cephalothorax entsprechende vordere Körperabschnitt deutlich gegliedert, sondern er zerfällt sogar in zwei Abschnitte, einen vordern, ungegliederten, den Kopf (den man mit dem Kopfe der Antennaten vergleichen kann), und in einen hintern, aus drei Segmenten bestehenden Abschnitt, den Thorax (den man mit dem dreigliedrigen Thorax der Insekten und mit den drei vordersten Rumpfsegmenten der Myriapoden vergleichen kann). An den Thorax schliesst sich das 10-gliedrige Abdomen an.

Der Vergleichung der Segmente des Körperstammes der Solpugiden mit dem Kopfe und einer entsprechenden Anzahl von Rumpfsegmenten der Antennaten stehen beträchtliche Schwierigkeiten im Wege, welche sich vornehmlich aus einer Vergleichung der Extremitäten und des Nervensystems ergeben und weiter unten besprochen werden sollen. Leider ist die Ontogenie der Solpugiden so gut wie unbekannt.

Bei den Scorpioniden (Fig. 360) ist die Kopfbrust im erwachsenen Zu-

Fig. 359. **Galeodes Dastuguei** ♀, natürliche Grösse. 1—6 die 6 Extremitätenpaare, 1 Cheliceren, 2 Pedipalpen, *c* Kopf, *th* der dreigliedrige Thorax, *ab* das Abdomen. (Nach L. Dufour.)

stande ungegliedert, beim Embryo aber lässt sie eine Gliederung in 7 Segmente, die Scheitellappen mitgerechnet, erkennen. Das Abdomen hingegen ist deutlich gegliedert und besteht aus 12 Segmenten. Man kann an ihm wieder zwei Abschnitte unterscheiden, die deutlich von einander abgesetzt sind. Der vordere Abschnitt, das breite Praeabdomen, besteht aus 7, der hintere, schmälere, schwanzartige Abschnitt, das Postabdomen, aus 5 Segmenten. Am Ende des Postabdomens befindet sich der oft als ein Segment mitgerechnete Giftstachel. Dieser ist jedoch wahrscheinlich nur als ein abgegliederter Anhang des letzten Segmentes zu deuten, welches, wie bei allen Arthropoden, durch die Lage des Afters gekennzeichnet ist.

Fig. 360.

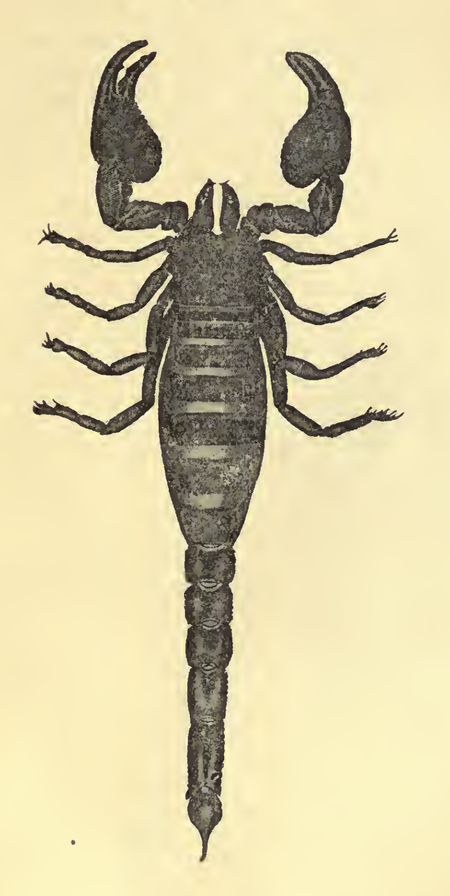


Fig. 361.

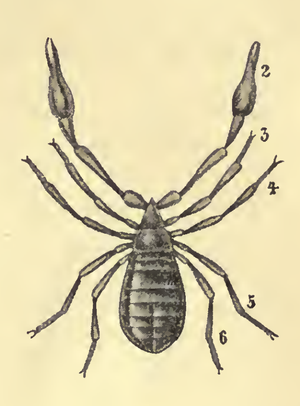


Fig. 360. **Scorpio africanus** (nach Cuvier, Règne animal).

Fig. 361. **Chelifer Bravaisii** (nach Cuvier, Règne animal). 2—6 2. bis 6. Extremitätenpaar.

Zwei kleine mangelhaft bekannte Gruppen von Arachnoiden, die Tartariden und Microthelyphoniden scheinen, was die Gliederung ihres Körperstammes anbetrifft, eine vermittelnde Stellung einerseits zwischen Solpugiden und Scorpioniden und anderseits zwischen diesen und den Thelyphoniden einzunehmen. Bei den Microthelyphoniden lässt sich am Cephalothorax ein vorderer und ein hinterer Abschnitt unterscheiden,

und der letztere lässt selbst wieder dorsalwärts eine undeutliche Dreitheilung erkennen, so dass man an die Verhältnisse des Cephalothorax der Solpugiden erinnert wird. Das Abdomen besteht aus 10 Segmenten, von denen die 3 letzten viel schmäler und kleiner sind als die übrigen und eine Art Postabdomen darstellen, dessen letztes Segment einen langen, dünnen, gegliederten Schwanzfaden trägt. Bei den Tartariden zerfällt der Thorax durch eine deutliche ringförmige Einschnürung in einen vordern und einen hintern Abschnitt. Das Abdomen besteht aus 7 oder 8 Segmeuten, an welche sich ein kurzes und kleines, stummelförmiges, aus wenigen (4) Seg-

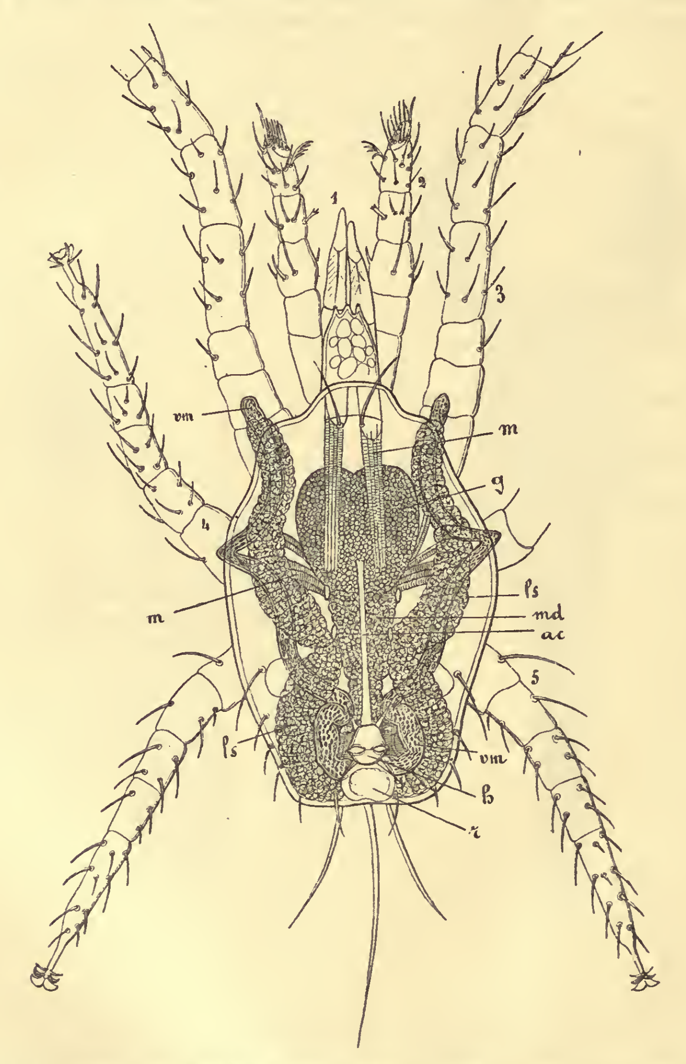


Fig. 362. **Larve von Gamasus fucorum** (nach WINKLER). 1—5 Die 5 Extremitätenpaare der Larve (das sechste fehlt noch), 1 die Cheliceren = Mandibeln, 2 die Pedipalpen = Maxillen, *m* Muskeln, *vm* MALPIGHI'sche Gefässe, *g* Gehirn = oberes Schlundganglion, *ls* Mitteldarmdivertikel (Leberschläuche), *md* Mitteldarm, *h* Herz, *ac* Aorta cephalica, *r* Rectalblase.

menten gebildetes Postabdomen anschliesst, das einen verschieden gestalteten Schwanzanhang trägt.

Bei den Pedipalpen ist der Cephalothorax ungegliedert. Das Abdomen besteht aus 12 (Thelyphonus) oder 11 (Phrynus) Segmenten. Bei Thelyphonus sind die 3 letzten Segmente sehr klein und eng und bilden eine Art Postabdomen, welches einen Afterfaden trägt.

Die Kopfbrust der in ihrem Habitus an die Scorpioniden erinnernden Chernetiden (Pseudoscorpioniden) ist ungegliedert oder dorsalwärts mit 2 Querfurchen. Das Abdomen besteht aus 11 (seltener 10) Segmenten. Praeabdomen und Postabdomen lassen sich nicht unterscheiden, und es fehlt sowohl ein Giftstachel als ein Schwanz- oder Afterfaden.

Die Kopfbrust der Phalangiden (mit Einschluss der Cyphophthalmiden) ist ungegliedert. Das bald deutlich, bald undeutlich gegliederte Abdomen sitzt der Kopfbrust in ihrer ganzen Breite an. Keine Sonderung des Abdomens in Praeabdomen und Postabdomen. Kein Schwanzfaden.

Bei den Araneiden (den echten Spinnen) ist sowohl die Kopfbrust als der Hinterleib ungegliedert. Beide sind durch eine tiefe Einschnürung von einander gesondert.

Bei den Acariden unterbleibt gewöhnlich sowohl die Gliederung als die Regionenbildung des Körperstammes. Mit Recht nimmt man an, dass bei ihnen der ungegliederte Körper aus der Verschmelzung einer ungegliederten Kopfbrust mit einem ungegliederten Abdomen hervorgegangen sei. Nur selten erscheint das gliedmaassenlose Abdomen von dem gliedmaassentragenden Cephalothorax deutlich abgegrenzt. Ein oft als „Kopf“ abgesetzter, die Mundöffnung tragender vorderster Körpertheil kann gewiss nicht als ein ursprünglicher, d. h. von den Vorfahren überkommener Leibesabschnitt betrachtet werden. Auch ist es sehr unsicher, ob eine hier und da am Abdomen zu erkennende Ringelung irgend etwas mit einer wahren Segmentation zu thun hat.

Der Körper der parasitischen Linguatuliden ist langgestreckt, wurmähnlich, geringelt. Doch hat die Ringelung nichts mit einer wahren Gliederung oder Segmentirung zu thun.

B) Die Extremitäten.

Die Arachnoidea sind typisch mit 6 Extremitätenpaaren ausgestattet, die ausschliesslich der Kopfbrust angehören. Das Abdomen ist überall gliedmaassenlos.

Von den 6 Extremitätenpaaren wird das vorderste als Cheliceren (Oberkiefer, Kieferfühler, Klauenfühler), das zweite als Pedipalpen (Unterkiefer, Maxillen) bezeichnet. Die übrigen 4 Paare sind meist einander ähnlich gestaltet und dienen als Gangbeine zur Locomotion.

Das erste Extremitätenpaar. Die Cheliceren liegen vor und über dem Munde. Sie sind entweder drei- oder zweigliedrig und dienen zum Ergreifen, oft auch zum Tödten der Beute. Das Endglied ist klauenförmig. Die Cheliceren werden als Scheerenkiefer bezeichnet, wenn die Endklaue, wie am Scheerenfusse des Flusskrebses, gegen einen Fortsatz des vorhergehenden Gliedes bewegt werden kann; sie werden als Klauenkiefer bezeichnet, wenn die Endklaue einfach

gegen das vorhergehende Glied eingeschlagen werden kann, wie dies bei den Raubfüssen der Stomatopoden der Fall ist.

Das zweite Extremitätenpaar, die Pedipalpen oder Maxillen liegen zu beiden Seiten des Mundes und fungiren überall als Mundgliedmaassen, indem sie fast überall an ihrer Basis mit Kauladen ausgestattet sind. Die sonst frei gegen einander beweglichen Kauladen sind bei den Pedipalpen (Thelyphoniden), Cyphophthalmiden und Acarinen median verwachsen, und zwar in Anpassung an die Nahrungsaufnahme durch Saugen. Gegenüber der Kaulade wird der übrige Theil der zweiten Extremität als Palpus oder Taster bezeichnet. Der mehrgliedrige (ursprünglich sechsgliedrige) Palpus dient wohl überall als Tastorgan, kann aber daneben noch sehr verschiedene Funktionen übernehmen und dem entsprechend verschiedenartig umgestaltet sein. Bei den Scorpioniden, Chernetiden und bei manchen Milben endigt er scheerenförmig (Scheerentaster) und fungirt als Greiforgan. Bei den Pedipalpen endigt er als Klauentaster mit einer einschlagbaren Klaue. Die Taster der Phalangiden und vieler Acarinen tragen eine Endkralle. Bei den männlichen Araneiden ist das Endglied des Tasters zu einem Begattungsorgan umgewandelt. Die Taster der Solpugiden dienen, wie die hinter ihnen folgenden 4 Extremitätenpaare, zur Locomotion und sind diesen letzteren sehr ähnlich gestaltet. Das Gleiche gilt für die Microthelyphoniden, wo das den folgenden gleich gestaltete zweite Extremitätenpaar sogar der Kauladen entbehrt.

Das dritte Extremitätenpaar liegt hinter dem Munde, ist bei den meisten Arachnoiden den drei folgenden Beinpaaren ähnlich oder gleich und dient wie diese zur Locomotion. Bei Scorpioniden und Phalangiden ist das Basalglied mit einer Kaulade ausgestattet. Das dritte Extremitätenpaar ist bei den Pedipalpen abweichend gestaltet, lang und dünn, mit langem, geisselförmigem, geringeltem Endglied. Es dient hier wohl vorwiegend oder ausschliesslich zum Tasten.

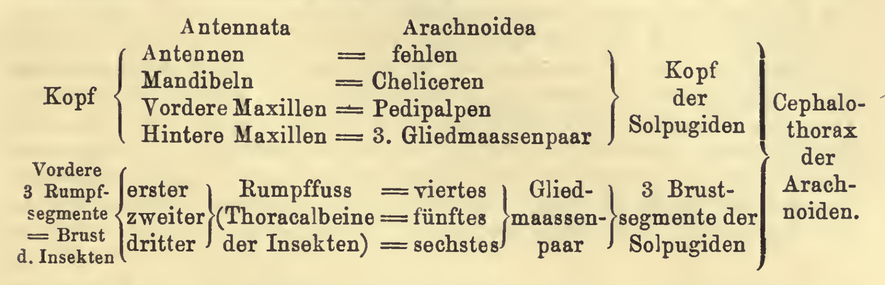
Die Extremitäten des vierten, fünften und sechsten Paares sind im Allgemeinen gleichartig gestaltete, sechsgliedrige Locomotionsorgane. Bei den Scorponiden trägt auch das 4. Extremitätenpaar eine Kaulade.

Bei den Linguatuliden, die als durch Parasitismus degenerirte Arachnoidea betrachtet werden, sind die Gliedmaassen der Zahl und Form nach reducirt. Man findet nur 2 Paar Klammerhaken in der Nähe des Mundes. Für eine Vergleichung dieser Klammerhaken mit bestimmten Beinpaaren typischer Arachnoiden fehlen jedoch sichere Anhaltspunkte.

Die Homologien der Gliedmaassen der Arachnoidea mit denjenigen anderer Arthropoden sind schwer festzustellen. Vergleichen wir die Arachnoiden mit den Antennaten, und zwar speciell den Cephalothorax der erstern mit dem Kopf und den 3 vordern Rumpfsegmenten (Thorax) der letztern, so finden wir, dass die Arachnoiden ein Extremitätenpaar weniger als die Antennaten in der entsprechenden Region besitzen.

Bei den Solpugiden, deren dem Cephalothorax der übrigen Arachnoiden entsprechender Körperabschnitt in derselben Weise wie bei den Antennaten gegliedert ist, trägt der Kopf 3 Extremitätenpaare, nämlich die Cheliceren, Pedipalpen und das darauf folgende Gliedmaassenpaar. Jedes der 3 auf den Kopf folgenden Brustsegmente besitzt ein Gliedmaassenpaar. Da die Antennaten am Kopfe typisch 4 Gliedmaassenpaare, nämlich die Antennen,

Mandibeln, vordern und hintern Maxillen tragen, so ergiebt sich daraus — vorausgesetzt, dass der Kopf der Solpugiden wirklich demjenigen der Antennaten entspricht — dass das fehlende Gliedmaassenpaar dem Kopfe angehört. Verschiedene hauptsächlich ontogenetische Thatsachen lassen es nun wahrscheinlich erscheinen, dass es die Antennen der Antennaten sind, welche den Solpugiden und mithin den Arachnoiden fehlen, während die übrigen Gliedmaassen sich ihrer Reihenfolge nach entsprechen. In dieser Weise kämen wir zu folgenden Homologien zwischen Arachnoiden- und Antennatengliedmaassen.



	Antennata		Arachnoidea		
Kopf	Antennen	=	fehlen	Kopf der Solpugiden	Cephalothorax der Arachnoiden.
	Mandibeln	=	Cheliceren		
	Vordere Maxillen	≐	Pedipalpen		
	Hintere Maxillen	=	3. Gliedmaassenpaar		
Vordere 3 Rumpfsegmente = Brust d. Insekten	erster Rumpffuss (Thoracalbeine der Insekten)	=	viertes Gliedmaassenpaar	3 Brustsegmente der Solpugiden	
	zweiter Rumpffuss	=	fünftes Gliedmaassenpaar		
	dritter Rumpffuss	=	sechstes Gliedmaassenpaar		

Wenn diese Homologien richtig sind, so zeigen vornehmlich die Cheliceren, dann aber auch die Pedipalpen und das 3. Extremitätenpaar der Arachnoidea sehr grosse Verschiedenheiten von den entsprechenden Kopfgliedmaassen der Antennaten: den Mandibeln, vordern und hintern Maxillen. Die Mandibeln sind bei den Antennaten nie gegliedert und die Maxillen nie in der Weise beinartig verlängert wie bei den Arachnoideen. Da es nun nicht denkbar ist, dass die reicher gegliederten vordern 3 Gliedmaassenpaare der Arachnoideen aus den reducirten und so sehr specialisirten Mundgliedmaassen der Antennaten hervorgegangen sind, so sind wir zu der Annahme gezwungen, dass, wenn überhaupt eine nähere Verwandtschaft zwischen beiden Gruppen besteht, die Arachnoiden sich von dem gemeinsamen Tracheatenstamme schon zu einer Zeit abgezweigt haben, wo die Mundgliedmaassen noch reich gegliedert und beinartig verlängert waren.

Das supponirte, vollständige Fehlen der Antennatenfühler bei den Arachnoideen oder Cheliceroten betreffend, müsste es auffallen, dass nicht einmal nachweisbare Rudimente von Antennen, auch, soviel wir wissen, nicht einmal vorübergehend, während der Entwickelung auftreten. Und doch müssen wir, mit Hinblick auf Peripatus, annehmen, dass die Vorfahren der Tracheaten gut ausgebildete Antennen besessen haben.

In neuerer Zeit hat man eifrig einer nahen Verwandtschaft der Arachnoiden, speciell der Scorpioniden, mit den fossilen Gigantostraken und mit den Xiphosuren das Wort gesprochen. Es lässt sich nicht leugnen, dass die 6 Paar Gliedmaassen des Scorpions mit den 6 Paar Gliedmaassen des Cephalothorax von Limulus eine grössere Uebereinstimmung zeigen als mit den Antennatengliedmaassen. Doch stehen der Annahme einer nähern Verwandtschaft zwischen Arachnoiden einerseits, Xiphosuren und Gigantostraken anderseits zur Zeit anderweitige ernstliche Bedenken entgegen.

Rudimente von Abdominalgliedmaassen bei Arachnoiden.

1. Bei verschiedenen Arachnoiden treten während der Embryonalentwickelung vorübergehend Rudimente von Abdominalgliedmaassen auf, und zwar 6 Paare an den vorderen 6 Abdominalsegmenten bei den Scor-

pioniden (Fig. 380, p. 557), 4 Paare bei Chernetiden und 4 Paare bei Araneiden (Fig. 381, p. 558). Wahrscheinlich werden sich solche Rudimente von Abdominalgliedmaassen auch bei den übrigen, auf ihre Entwickelung nicht näher untersuchten Arachnoiden während der embryonalen Entwickelungsperiode beobachten lassen.

2. Die Scorpioniden besitzen im erwachsenen Zustande jederseits an der Bauchseite des 2. Abdominalsegmentes ein kammförmiges Organ (Fig. 336 *k*), dessen Funktion noch nicht ganz sicher erkannt ist. Diese beiden „Kämme" sollen aus den embryonalen Anlagen der Gliedmaassen des 2. Abdominalsegmentes hervorgehen.

3. Es ist im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die Spinnwarzen der Araneiden, die, 4 oder 6 der Zahl nach, am Hinterleibsende sich erheben, rudimentäre Abdominalgliedmaassen darstellen. Dafür spricht: a) der Umstand, dass sie meistens gegliedert sind, b) der Umstand, dass sie sich, wie neuerdings beobachtet wurde, aus embryonalen Anlagen von Abdominalgliedmaassen entwickeln, c) der Umstand, dass sie eben Spinnwarzen sind, d. h. dass an ihnen die Spinndrüsen ausmünden. — Man vergleiche die Abschnitte über die Coxal- und Spinndrüsen der Protracheaten und Antennaten und erinnere sich besonders der Schleimpapillen von Peripatus und der Spinngriffel von Scolopendrella. Der Annahme, dass auch die Spinnwärzchen der Cyphophthalmidengattung Gibbocellum rudimentäre Gliedmaassen darstellen, stehen deshalb Schwierigkeiten im Wege, weil die beiden Wärzchenpaare an einem und demselben, nämlich am 2. Abdominalsegment liegen.

Das Vorkommen rudimentärer Abdominalgliedmaassen bei Arachnoiden beweist, dass die Vorfahren dieser Thiere Extremitäten am Abdomen (wenigstens an 6 Abdominalsegmenten) besessen haben.

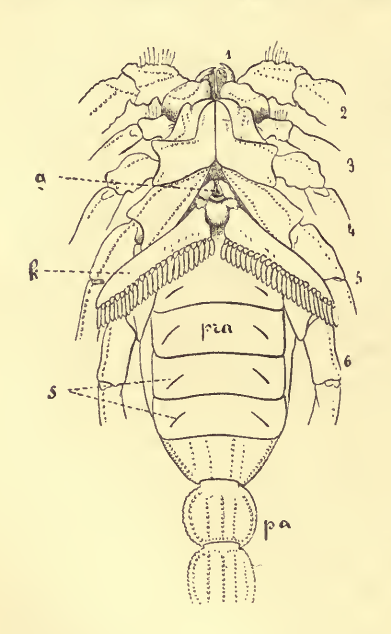


Fig. 363. **Buthus occitanus** (Règne animal). Cephalothorax, Praeabdomen (*pra*) und die ersten Segmente des Postabdomens (*pa*) von der Bauchseite. Gliedmaassen (1—6) nicht ausgezeichnet. 1 Cheliceren, 2 Pedipalpen (Kiefertaster, Scheerentaster), *g* Geschlechtsöffnung, *s* Stigmen, *k* Kämme.

II. Das Nervensystem.

Die Gliederung des Körperstammes spiegelt sich in der Gliederung des Nervensystems wieder. Entsprechend der reichen Gliederung des Körpers der Scorpioniden weist auch das Bauchmark bei diesen Arachnoiden die grösste Zahl von Knoten auf, während bei den Araneiden und Acariden die Concentration den Höhepunkt erreicht. Es handelt sich, wie bei anderen Arthropoden, um Verlagerungen, Verschmelzungen und auch um Reduktionen ursprünglich gesonderter, sich segmental wiederholender Ganglienpaare, und diese Vorgänge lassen sich während der ontogenetischen Entwickelung direkt beobachten.

Das Gehirn steht mit dem Bauchmark durch eine kurze Schlundcommissur in Verbindung. Aus ihm entspringen die Augennerven und meist auch die Nerven der Cheliceren. Die Thatsache, dass die Cheliceren vom Gehirn aus innervirt werden, scheint gegen die Annahme zu sprechen, dass sie den Mandibeln der Antennaten homolog seien, die überall ihre Nerven vom unteren Schlundganglion beziehen. Doch zeigt die Entwickelungsgeschichte, dass derjenige, oft beim erwachsenen Thier noch deutlich gesonderte Gehirnabschnitt, von welchem die Nerven der Cheliceren entspringen, beim Embryo als erstes postorales Ganglienpaar angelegt wird, dann später sich an der Bildung der Schlundcommissur betheiligt oder gar mit der Ganglienanlage des Segmentes der Scheitellappen, d. h. mit der Anlage des eigentlichen Gehirnes, verschmilzt. Es handelt sich hier offenbar um ähnliche Vorgänge, wie bei der Verschmelzung des Ganglienpaares der hintern Antennen mit dem Gehirnin der Classe der Crustaceen. — Bei Phalangiden sollen indessen die Nerven der Cheliceren, im Gegensatz zu den übrigen Arachnoiden, aus dem vordern Theil des grossen Thoracalknotens entspringen. Eine ähnliche Beobachtung ist neuerdings bei Acarinen, und zwar bei Gamasiden, gemacht worden, wo „die Mandibelnerven aus zwei kugelförmigen Ganglienmassen des untern Schlundganglions entspringen und das obere Schlundganglion durchbohren".

Was das Bauchmark der Arachnoiden anbetrifft, so verschmelzen überall, auch bei den am reichsten gegliederten Scorpioniden und Solpugiden, nicht nur alle Ganglien des Cephalothorax, sondern auch eine Anzahl vorderer Abdominalganglien zu einer grossen thoracalen Ganglienmasse, aus welcher die Nerven für die 2. bis 6. Extremität und für die vordern Abdominalsegmente entspringen. Im Abdomen können sich mehrere Ganglien gesondert erhalten (Scorpioniden) (Fig. 364), oder es findet sich nur ein Ganglion oder zwei Ganglien (Thelyphoniden, Fig. 365, Solpugiden, Chernetiden, Phalangiden, Mygaliden unter den Araneiden) (Fig. 375, p. 549). Bei den dipneumonen Araneiden und den Acariden (Fig. 366) hingegen stellt das gesammte Centralnervensystem, Gehirn und Bauchmark, eine einzige, vom Oesophagus durchbohrte Masse dar, deren hinter

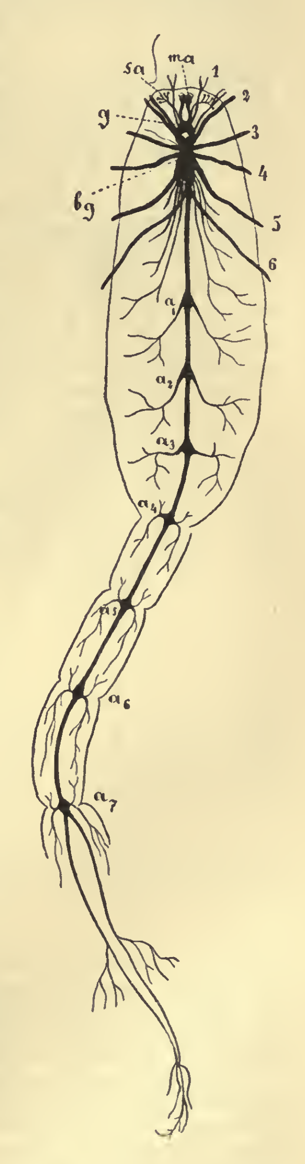


Fig. 364. Nervensystem des Scorpions (nach Newport). 1—6 Nerven der 6 Gliedmaassenpaare, *ma* Mittelaugen, *sa* Seitenaugen, *g* Gehirn, *bg* grosse untere Schlundganglienmasse, a_1—a_7 Ganglien des Abdomens.

dem Schlunde gelagerte, grössere Theil das gesammte verschmolzene Bauchmark darstellt, von dem die Nerven sternförmig ausstrahlen.

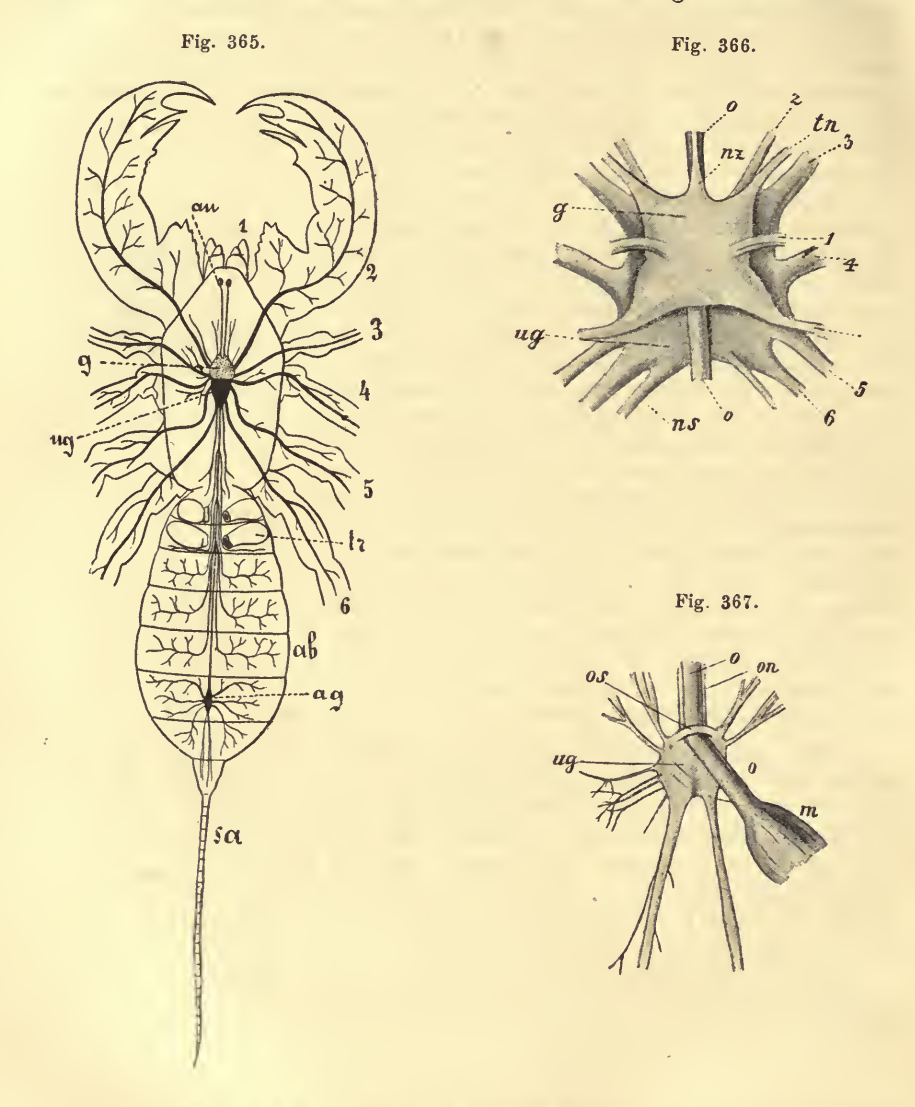


Fig. 365. **Nervensystem von Thelyphonus caudatus** (nach Blanchard). 1—6 Erstes bis letztes Gliedmaassenpaar mit den entsprechenden von der Brustganglienmasse kommenden Nerven, *au* Augen, *g* Gehirn, *ug* Brustganglienmasse, *ab* Abdomen, *ag* Abdominalganglion, *sa* gegliederter Schwanzanhang.

Fig. 366. **Centralnervensystem (Brustganglienmasse) von Gamasus**, schematisch (nach Winkler). *g* Ueber dem Oesophagus (*o*) liegender Theil (Gehirn), *ug* unter dem Oesophagus liegender Theil (untere Schlundganglienmasse), 1—6 Nerven der 6 Gliedmaassenpaare, 1 der Cheliceren (Mandibeln), 2 der Pedipalpen (Maxillen), *nz* Zungennerv, *ns* Eingeweidenerv, *tn* Nerv des Maxillartasters.

Fig. 367. **Nervensystem von Pentastomum taenioides** (nach R. Leuckart). *o* Oesophagus, *m* Anfangstheil des Chylusmagens, *on* Schlundnerven, *os* über dem Schlunde verlaufender Schlundring, *ug* untere Schlundganglienmasse.

Der Schwund einer gegliederten abdominalen Ganglienkette bei den Arachnoiden kann durch verschiedene, zusammenwirkende Faktoren hervorgerufen werden: 1) durch eine Verlagerung der abdominalen Ganglienknoten nach vorn und Verschmelzung derselben mit dem Thoracalknoten; 2) durch Verschmelzung mehrerer abdominalen Ganglien zu einem oder zu zwei abdominalen Knoten; 3) vielleicht auch durch Aufgehen der Ganglien in den das Abdomen durchziehenden paarigen oder äusserlich unpaaren Nervenstamm, und 4) durch Concentration des gesammten Bauchmarks in einer einzigen Brustganglienmasse.

Bei den Scorpioniden, wo das Nervensystem im Abdomen noch am reichsten gegliedert ist, weist dasselbe 7 abdominale Ganglienknoten auf, 3 praeabdominale, 3 postabdominale und einen an der Grenze zwischen Prae- und Postabdomen, von dem man noch nicht sicher weiss, ob er zu ersterem oder zu letzterem gehört.

Die Längscommissuren des Arachnoiden-Bauchmarks sind fast überall, wo sie unterscheidbar sind, in der Mittellinie zu einem äusserlich einheitlichen medianen Längsstrang verschmolzen.

Stark reducirt ist das Nervensystem der endoparasitisch lebenden Linguatuliden (Fig. 367). Es beschränkt sich auf eine unter dem Schlunde gelegene Ganglienmasse und eine den Schlund umgreifende, wie es scheint, doppelte Commissur, an welcher sich keine besondere Gehirnanschwellung nachweisen lässt. Diese starke Reduktion des Gehirntheiles ist wohl in erster Linie eine Folge der Rückbildung der Augen.

Ein sympathisches Nervensystem ist bei verschiedenen Arachnoiden (Scorpioniden, Araneiden, Acariden) nachgewiesen worden und besteht aus einem unpaaren, am Schlund und Magen verlaufenden Nerven, der durch paarige Nerven mit dem Gehirn in Verbinduug steht. Auch mit dem Bauchmark zusammenhängende Ganglien sind als einem sympathischen Nervensystem angehörig beschrieben worden.

III. Die Augen.

Die meisten Arachnoiden besitzen Augen. Diese sind unicorneal und, mit Ausnahme der Mittelaugen des Scorpions, im ganzen und grossen nach dem Typus der Ocellen der Antennaten gebaut. Fast immer zieht eine Fortsetzung der Hypodermis als sogenannter Glaskörper unter der Cuticularlinse hinweg.

Zahl und Lage der Augen. Die Augen der Arachnoiden sind Sitzaugen und liegen zu 2 bis 12 symmetrisch vertheilt auf der Oberseite des Cephalothorax.

Solpugidea: zwei grosse Ocellen auf einem gemeinsamen Höcker. Scorpionidea: 2—6 Paar Augen, von denen ein Paar, die grossen „Mittelaugen", in der Mitte, die übrigen am vordern Rande des Cephalothorax liegen. Chernetidea: 0, 1 oder 2 Paar Augen. Pedipalpi: 4 Paar Augen, von denen 2 grössere in der Mitte und 3 am Vorderrande des Cephalothorax liegen. Phalangidea: gewöhnlich ein Augenpaar in der Mitte des Cephalothorax auf einer Erhebung. Bei Cyphophthalmus jederseits an der Kopfbrust ein Auge auf einem Höcker, bei Gibbocellum jederseits 2 Augen am Rande der Kopfbrust, ein jedes auf einem Höcker. Araneidea: gewöhnlich 8, seltener 6 oder weniger Augen, symmetrisch, meist in 2 Querreihen, auf dem Cephalothorax angeordnet.

Specielle Anordnung systematisch werthvoll. Acarina: Augen 0 oder in 1 bis 2 Paaren vorhanden. Linguatulidea: Augen fehlen.

Der Bau der Mittelaugen der Scorpioniden (Fig. 368). Das Mittelauge des Scorpions nimmt seiner Struktur nach eine vermittelnde Stellung ein zwischen einem einfachen Auge (Ocellus) und einem zusammengesetzten oder Facettenauge. Mit dem Ocellus stimmt es darin überein, dass es eine einzige cuticulare Cornealinse besitzt, mit dem Facettenauge hat es das gemein, dass seine Retinazellen (diese Zellen im Sinne GRENACHER's aufgefasst) in Gruppen, sogenannten Retinulae, zusammenstehen.

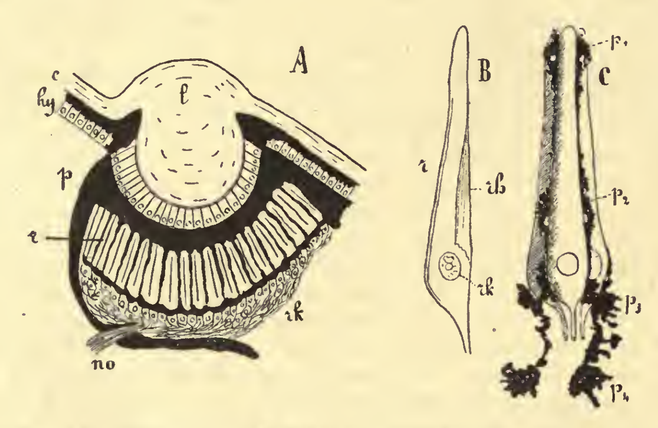


Fig. 368. *A* Schnitt durch ein **Mittelauge von Euscorpius italicus** (nach CARRIÈRE). *c* Chitinpanzer, *l* Chitinlinse, *hy* Hypodermis, die sich als sogenannter Glaskörper unter der Chitinlinse fortsetzt, *p* Pigmentzellen, *r* Retinulae, *rk* die proximalen kernführenden Theile der Retinulae, *no* Augennerv. *B* Eine einzelne Retinulazelle (*r*) mit dem Rhabdomer (*rh*) und dem Kerne (*k*). *C* Eine Retinula mit den Pigmentzellen p_1, p_2, p_3, p_4. (*B* und *C* nach RAY LANKESTER.)

Unter der Cuticularlinse liegt als Fortsetzung der Körperhypodermis eine Epithelschicht, welche die Matrix der Linse darstellt und als Glaskörper bezeichnet wird. Unter dem Glaskörper liegt die Schicht der Retinulae. Jede Retinula ist von der benachbarten durch Pigmentzellen getrennt und besteht aus 5 Retinazellen. Zu jeder Retinazelle gehört ein Rhabdomer. Die 5 Rhabdomere verschmelzen in der Achse der Retinula zu einem Rhabdom.

VI. Auf der äussern Haut ausmündende Drüsen.

Man kennt bei den Arachnoiden sehr viele Arten von Drüsen, welche an der äussern Haut ausmünden. Viele von ihnen sind ungenügend bekannt, besonders was die Beschaffenheit und physiologische Bedeutung ihres Sekretes anbetrifft. Wir wollen die verschiedenen Drüsenarten in zwei Hauptgruppen eintheilen: 1) in solche, die an Gliedmaassen ausmünden, und 2) in solche, deren Ausführungsgänge keine Beziehungen zu Gliedmaassen erkennen lassen.

1) An Gliedmaassen ausmündende Drüsen. Zu diesen rechnen wir in erster Linie die Spinndrüsen der Araneiden, da

die 2 oder 3 Paar Spinnwarzen, an denen sie ausmünden, sehr wahrscheinlich rudimentäre Abdominalgliedmaassen sind. Es finden sich jederseits mehrere verschiedenartig gebaute Spinndrüsen, deren an der Luft erhärtendes Sekret zur Herstellung der verschiedenen Spinngewebe dient. Unter diesen verschiedenen Drüsenpaaren giebt es ein Paar, welches nur beim Weibchen vorzukommen und zum Spinnen der Ei-Cocons zu dienen scheint. Unmittelbar vor dem vordern Spinnwarzenpaar findet sich bei einigen Araneiden ein paariges Drüsenfeld, das sogenannte Cribrellum, auf welchem ausserordentlich zahlreiche Spinndrüsen durch feine Poren ausmünden. Vielleicht stellt auch das Cribrellum den letzten Rest eines weitern (4.) abdominalen Gliedmaassenpaares dar.

Die Spinndrüsen der Araneiden sind wohl mit Recht zu der Kategorie jener verschiedenartig entwickelten Hautdrüsen gerechnet worden, welche (Coxaldrüsen, Spinndrüsen, ausstülpbare Bläschen) in letzter Linie auf die segmentalen Borstendrüsen der Annelidenparapodien zurückgeführt werden müssen.

Bei der Cyphophthalmiden-Gattung Gibbocellum finden sich jederseits auf der Bauchseite des 2. Abdominalsegmentes 2 Spinnwärzchen, an welchen mehrere Spinndrüsen ausmünden.

Drüsen, welche an den 4 Paaren von Gangbeinen (entweder an einem oder an mehreren) der Arachnoiden ausmünden, sind vielfach beobachtet worden. Eine grosse Drüsse findet sich jederseits im Cephalothorax der Scorpioniden. Sie mündet, wenigstens beim Embryo und bei jungen Thieren, am Hüftglied des 3. Gangbeinpaares. Am 1. und 2. Beinpaar finden sich an der Stelle, wo am 3. die Mündung liegt, Ausbuchtungen, so dass der Gedanke naheliegt, dass an diesen Beinpaaren einst ebenfalls Drüsenmündungen vorhanden gewesen sind. Bei erwachsenen Thieren gelingt der Nachweis der äussern Mündungen dieser „Coxaldrüsen“ gewöhnlich nicht.

Aehnliche Drüsen mit ebenfalls an den Hüften des dritten Beinpaares liegenden Mündungen besitzen auch die Araneiden, und zwar sowohl die Tetrapneumonen (Mygale, Atypus) als manche Dipneumonen. Auch hier ist der Nachweis der äussern Oeffnung beim erwachsenen Thiere oft schwer, und auch hier können sich an andern als an dem 3. Beinpaare Spalten vorfinden, welche mit der Drüsenöffnung des 3. Beinpaares der Lage nach übereinstimmen.

Die Thatsache, dass die Coxaldrüsen der Scorpioniden und Araneiden in Lage, Bau und Ausmündungsweise (am 3. Gangfusspaar, d. h. am 5. Extremitätenpaar) mit den Coxaldrüsen der Xiphosuren eine unverkennbare Aehnlichkeit haben, wird als weiteres Argument für die Verwandtschaft der Xiphosuren und Arachnoiden verwerthet.

Auch bei Solpugiden und Phalangiden sollen Coxaldrüsen, und zwar hier an der Basis des letzten Beinpaares, vorkommen. Ihre Ausführungsgänge wurden indess nicht beobachtet. Es fehlt auch nicht an Angaben über das Vorkommen von Coxaldrüsen bei Acariden. Bei Oribatiden z. B. liegen sie an der Basis des 2. Beinpaares, bei Gamasiden, wie es scheint, zwischen den Hüftmuskeln aller Beine. Ob gewisse stigmenartige Poren in der Nähe der Basis des 1. Beinpaares bei Halacariden zu Coxaldrüsen gehören, bleibt noch zu ermitteln. Bei Trombidium mündet am Endglied eines jeden Beines eine in diesem Endglied selbst liegende Drüse aus.

Drüsen der Pedipalpen (des 2. Extremitätenpaares) sind bei verschiedenen Arachnoiden (Atypus und andere Araneiden, Solpugiden,

Scorpioniden, Phalangiden, Tetranychus unter den Acariden) beobachtet worden. Sie werden ziemlich willkürlich theilweise als Speicheldrüsen, theilweise (Galeodes) als Giftdrüsen, theilweise als Spinndrüsen (Tetranychus) gedeutet.

Drüsen, die an den Cheliceren münden, finden sich ebenfalls ziemlich verbreitet. Am bekanntesten und am besten untersucht sind die Giftdrüsen der Araneiden, die meist im Cephalothorax liegen, oft aber zum Theil in die Cheliceren hineinragen und immer an der Endklaue der Cheliceren nach aussen münden. Auch bei Gamasiden finden sich Drüsen an der Basis der Cheliceren. Nach neuern Beobachtungen sollen die Gespinnste, welche die Pseudoscorpioniden anfertigen, von im Cephalothorax liegenden Drüsen erzeugt werden, deren Ausführungsgänge in die Cheliceren eindringen und am Endglied derselben ausmünden. Frühere Beobachter hatten die Spinndrüsen und ihre Oeffnungen als an der Bauchseite des ersten Abdominalsegmentes befindlich angegeben. Bei den Linguatuliden finden sich Drüsen, welche an der Basis der 4 Klammerhaken ausmünden.

Es zeigt sich somit bei den Arachnoiden ein auffallender Reichthum an Beindrüsen. Es wird wahrscheinlich bei genauerer Untersuchung dieser Reichthum noch grösser erscheinen, und es dürfte sich vielleicht herausstellen, dass viele dieser Drüsen, hauptsächlich die an den Hüftgliedern der Extremitäten ausmündenden, ebensogut in die Kategorie der segmentalen, den Borstendrüsen der Anneliden homologen Coxaldrüsen gehören, wie die Spinndrüsen der Araneiden.

2) Drüsen, die nicht im Bereiche von Gliedmaassen ausmünden. Hierher gehören die an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche durch Poren in der Chitincuticula ausmündenden Hautdrüsen, die in verschiedenen Abtheilungen, besonders häufig aber bei Milben und Linguatuliden beobachtet und theilweise als Oeldrüsen, Stigmendrüsen, Stinkdrüsen u. s. w. bezeichnet worden sind. Auch die Giftdrüse des Scorpions gehört hierher. Sie ist paarig, liegt in dem blasig angeschwollenen Endsegment des Postabdomens und mündet mit zwei getrennten Oeffnungen an der Spitze des Giftstachels, mit dem das Endsegment bewaffnet ist, nach aussen. Bei Phalangiden und Cyphophthalmiden (Gibbocellum) findet sich im Cephalothorax ein Drüsenpaar (die sogenannten Krohn'schen Drüsen), dessen beide Ausführungsgänge durch 2 Oeffnungen an der Rückenseite des Cephalothorax ausmünden sollen.

V. Der Darmkanal

nimmt im Allgemeinen einen gestreckten Verlauf durch den Körper. Man kann an ihm wieder die bekannten drei Abtheilungen: Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm, unterscheiden. Vorderdarm. Auf den Mund oder die Mundhöhle folgt der musculöse Pharynx, welcher meist als Saugpumpe fungirt, indem er durch besondere, sich an ihn ansetzende Muskelgruppen erweitert und durch Ringmuskeln verengert werden kann. Der Pharynx geht in den engen Oesophagus oder die Schlundröhre über. Diese tritt durch den Schlundring hindurch und mündet in den Mitteldarm ein. Vor dem Uebergang in letzteren schwillt er bei den Araneiden noch zu einem besonderen Saugmagen an. Der Mitteldarm bildet den weitaus grössten Theil des Darmes. Er zeigt bei den Arachnoiden in sehr hohem Maasse die

Tendenz, blindsackförmige Ausstülpungen zu bilden, welche alle übrigen Eingeweide zusammengenommen an Umfang und Masse übertreffen. Wo am Körperstamm Cephalothorax und Abdomen deutlich gesondert sind, können sich diese Ausstülpungen in beiden Leibesregionen wiederholen. Die ganze Masse des Mitteldarmes mit seinen Ausstülpungen stellt den verdauenden Chylusmagen dar und besitzt drüsige Wandungen. Die flüssige Nahrung gelangt bis an die letzten Enden der Magenausstülpungen, die man mit Unrecht schlechthin als Leberschläuche bezeichnet hat.

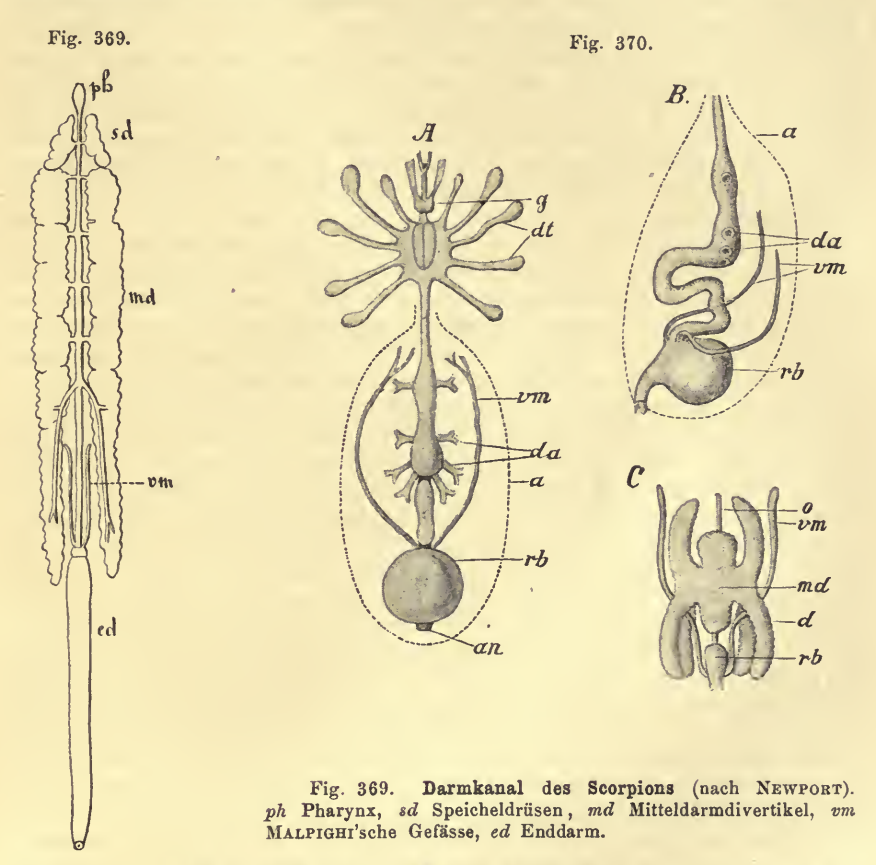


Fig. 369. **Darmkanal des Scorpions** (nach Newport). *ph* Pharynx, *sd* Speicheldrüsen, *md* Mitteldarmdivertikel, *vm* Malpighi'sche Gefässe, *ed* Enddarm.

Fig. 370. *A* **Verdauungsapparat von Mygale caementaria** (nach Dugès, in Cuvier, Règne animal). *B* **Der abdominale Theil desselben**, von der Seite. *C* **Verdauungsapparat eines Gamasus (Milbe)**, schematisch (nach Winkler). In allen 3 Figuren bedeutet: *g* Gehirn, *dt* Darmdivertikel des Thorax, *da* Darmdivertikel (Leber) des Abdomens, nur die Mündungen in den abdominalen Mitteldarm gezeichnet, *md* Mitteldarmdivertikel von Gamasus. *vm* Malpighi'sche Gefässe, *rb* Rectalblase (Kloake), in welche sowohl der Darm als die Malpighi'schen Gefässe einmünden.

Der Enddarm ist gewöhnlich sehr kurz. Er mündet durch die ventral am hinteren Körperende gelegene Afteröffnung nach aussen. In den Enddarm münden schlauchförmige Exkretionsorgane, welche den Malpighi'schen Gefässen der Antennaten

entsprechen. Sie sind meist in einem Paare, seltener in mehreren Paaren vorhanden. Bei Acarinen findet sich häufig ein unpaarer Exkretionsschlauch.

Der Umstand, dass die Arachnoidea gleich den Antennaten MALPIGHI'sche Gefässe besitzen, welche den Krebsen und auch den Xiphosuren und Pycnogoniden fehlen, ist sehr wichtig für die Beurtheilung der systematischen Stellung der Arachnoiden.

Die dorsale Wand des Enddarmes ist häufig in Form einer musculösen Blase ausgebuchtet. Es sieht dann so aus, als ob die MALPIGHI'schen Gefässe einerseits, der Mitteldarm anderseits in eine gemeinsame Endblase einmünden, und zwar nicht an deren blindem Ende, sondern nahe ihrer äusseren Mündung, d. h. der Afteröffnung. In der Struktur ihrer Wandungen stimmt die Rectalblase — die oft auch als Kloake bezeichnet wird — mit den MALPIGHI'schen Gefässen, nicht mit dem Mitteldarm überein. Dies spricht zu Gunsten der Ansicht, dass auch die Exkretionsschläuche der Arachnoiden, gleich den MALPIGHI'schen Gefässen der Insekten, Ausstülpungen des Enddarmes, mithin Bildungen des Ectoderms sind.

Vielfach sind Speicheldrüsen bei Arachnoiden beschrieben worden, doch ist unsere Kenntniss derselben eine sehr mangelhafte, besonders was die Art der Ausmündung derselben betrifft. Als Speicheldrüsen werden oft auch die an den Pedipalpen ausmündenden Drüsen betrachtet. Bei gewissen Acarinen (Oribatiden) ist ein an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm mündendes Drüsenpaar beobachtet worden. Bei verschiedenen Arachnoiden finden sich Drüsengruppen in der Oberlippe.

Das anatomische Verhalten der Mitteldarmdivertikel ist in den verschiedenen Ordnungen ein recht verschiedenes. Bei den Scorpioniden (Fig. 369) bilden sie jederseits im Praeabdomen eine 5-lappige Masse, die durch 5 Kanäle („Lebergänge") mit dem Mitteldarm in Verbindung steht. In den Mitteldarm von Solpuga (Galeodes) sollen sowohl an seinem vordern, als an seinem hintern Ende zahlreiche verästelte Divertikel einmünden. Bei den Pseudoscorpioniden finden sich 3 Mitteldarmdivertikel, 2 seitliche und ein unteres, unpaares. Die beiden seitlichen zerfallen an ihrem Aussenrande selbst wieder in 8 Lappen. Der Mitteldarm bildet hier eine doppelte Schlinge. Bei den Microthelyphoniden wurden am Mitteldarm 5 Paar seichte Ausbuchtungen beobachtet. Am Mitteldarm der Araneiden (Fig. 370 A, B) müssen wir einen cephalothoracalen und einen abdominalen Abschnitt unterscheiden. Der erstere hat oft 5 Paar Divertikel. Die beiden vordern Divertikel können mit einander über der Sternalseite der Brust anastomosiren und so einen Ring bilden. Oft — z. B. bei Epeira und vielen andern Araneiden — biegen die lateralen Divertikel von der Seite her gegen die Mittellinie des Körpers unter das Thoracalganglion um, geben aber vorher je einen blinden Ast in das Coxalglied der Gliedmaassen ab. Bei Atypus besitzt der thoracale Theil des Mitteldarmes nur 3 Paar Divertikel, das vorderste Paar derselben bildet keinen Ring.

Im vordern Theile des Hinterleibes der Spinnen bildet der hier etwas erweiterte Mitteldarm eine beträchtliche Zahl kleinerer und grösserer, vielfach sich verästelnder Ausstülpungen, die durch Bindegewebe zu der Masse der fälschlich sogenannten „Leber" verbunden werden. Dadurch, dass in einem Theil der Zellen dieser Divertikel gefärbte Sekrete vorkommen, unterscheiden sie sich von den nicht gefärbten Divertikeln des cephalothoracalen Mitteldarmes.

Der Mitteldarm der Phalangiden stellt eine ziemlich geräumige Tasche dar, die seitlich und oben von zahlreichen (30) Blindschläuchen bedeckt ist. Diese Blindschläuche münden durch 6 seitliche und ein vorderes Paar Oeffnungen in den Mitteldarm.

Auch der Mitteldarm der Acarinen (Fig. 370 C) weist kürzere oder längere Ausbuchtungen, Ausstülpungen oder Blindsäcke auf, deren Zahl wechselt. Oft finden sich 2 oder 3 Paare.

Der Mitteldarm der Linguatuliden ist ein gestrecktes Rohr ohne Ausstülpungen oder Divertikel.

Die Malpighi'schen Gefässe. Bei Scorpioniden münden 2 Malpighi'sche Gefässe in den Endnarm. Bei einer Art (Sc. occitanus) sollen 4 Gefässe vorkommen, von denen 2 verästelt sind. Bei Araneiden bestehen die Malpighi'schen Gefässe aus vielfach verzweigten und anastomosirenden feinen Gefässen, die sich schliesslich jederseits zu zwei Sammelgängen vereinigen. Die beiden Sammelgänge der einen Seite münden mit einem gemeinsamen Endstück in die Rectalblase ein.

Die früher als Malpighi'sche Gefässe gedeuteten Röhren der Phalangiden sollen nach neueren Untersuchungen am Munde ausmünden. In diesem Falle können sie natürlich nicht als Malpighi'sche Gefässe betrachtet werden. Sie müssen einer erneuten Untersuchung unterzogen werden. Bei Cyphophthalmiden, speciell bei der Gattung Gibbocellum, finden sich 2 langgestreckte Malpighi'sche Gefässe, die in das blasenförmig erweiterte Rectum (Kloake) einmünden. Jedes Gefäss beginnt mit einem blind endigenden Schlauche, der sich in ein Netz feiner Röhrchen auflöst, welche sich ihrerseits wieder zu einem einzigen in das Rectum einmündenden Gefäss vereinigen. Malpighi'sche Gefässe sind bei vielen Acarinen aufgefunden worden. Gewöhnlich stellen sie 2 gestreckte, bisweilen gewundene Schläuche dar, welche in den Enddarm münden. Bisweilen (z. B. bei Atax) vereinigen sich beide Schläuche zu einem gemeinsamen in den Enddarm mündenden Gang und nehmen so die Gestalt eines Y an. Bei andern Acarinen ist das Exkretionsorgan ein unpaarer, auf dem Mitteldarm liegender Schlauch, so z. B. bei Hydrodoma, wo es dicht hinter dem After, aber getrennt von diesem, nach aussen mündet. In anderen Fällen, z. B. bei Argas, sollen zahlreiche Malpighi'sche Gefässe in den Enddarm nahe dem After münden. Hie und da, z. B. bei Gamasiden (Fig. 370 C) und Halarachniden, findet sich eine ähnliche Rectalblase, wie bei den Araneiden, in welche einerseits der Darm, anderseits die Malpighi'schen Gefässe einmünden. Interessant ist das Verhalten der langen Malpighi'schen Gefässe bei der Larve und dem ersten Nymphenstadium von Gamasiden. Sie reichen hier (Fig. 362, pag. 530) weit nach vorn und bilden an jedem Bein eine Schlinge, welche bis in dessen drittes oder viertes Glied hineinreichen kann. Das blinde Ende der beiden Gefässe dringt weit in das erste Beinpaar vor. — Bei manchen Acariden und bei den Linguatuliden sind noch keine Malpighi'schen Gefässe aufgefunden. Im Ganzen ist unsere Kenntniss der Malpighi'schen Gefässe der Arachnoidea als eine ausserordentlich lückenhafte zu bezeichnen.

VI. Das Blutgefässsystem

zeigt innerhalb der Arachnoidenklasse sehr verschiedene Stufen der Ausbildung. Am höchsten ist es bei den Scorpioniden und dann bei den Araneiden ausgebildet. Das Blut bewegt sich nirgends vollständig in von der Leibeshöhle gesonderten Blutgefässen, vielmehr geht auch

bei den Arachnoiden ein grösserer oder kleinerer Theil des Kreislaufes in Blutsinussen und Blutlacunen vor sich, welche die Leibeshöhle darstellen. Auch bei den Arachnoiden lassen sich deutliche Beziehungen zwischen dem Blutgefässsystem und den Respirationsorganen feststellen. Wo die Athmungsorgane, wie z. B. bei den Scorpioniden und Araneiden, als Fächertracheen stark localisirt sind, ist die Entfaltung des eigenwandigen Gefässsystems am grössten; wo die Athmungsorgane sich wie bei den Antennaten im ganzen Körper ausbreiten, aber auch da, wo besondere Athmungsorgane fehlen, reducirt sich, ganz wie bei den Antennaten, der periphere Theil des Gefässsystems, ja es kann auch das Centralorgan, das Herz, ganz in Wegfall kommen.

Fig. 371. Fig. 372.

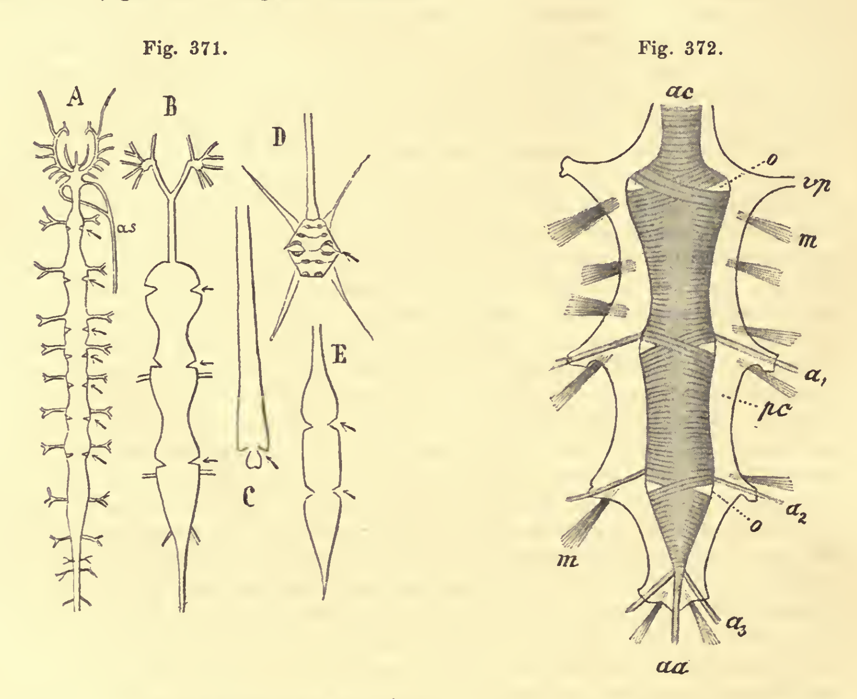


Fig. 371. **Herz verschiedener Arachnoiden.** *A* Scorpion (nach NEWPORT). *B* Spinne (Araneide). *C* Obisium silvaticum, juv. (Pseudoscorpionide) (nach WINKLER). *D* Gamasus fucorum, Larve (nach WINKLER). *E* Junger Phalangide (nach WINKLER).

Fig. 372. **Herz einer Spinne (Pholcus phalangoides)** (nach SCHIMKEWITSCH). *ac* Aorta cephalica, *o* Ostien des Herzens, *vp* Ursprung der Vena pulmonalis, a_1, a_2, a_3 Seitenarterien des Herzens, *aa* Aorta oder Arteria abdominalis, *m* Flügelmuskeln, die sich an das Pericard ansetzen, *pc* Pericardium.

Das Centralorgan, das Herz (Fig. 371, 372), zeigt, ähnlich wie bei den Krebsen, verschiedene Stufen der Concentration von dem gestreckten, vielkammerigen, mit zahlreichen Ostienpaaren ausgestatteten Rückengefäss der Scorpioniden bis zu dem kurzen, einkammerigen, mit einem Ostienpaar versehenen Herzsack einiger Milben. Diese fortschreitende Concentration steht offenbar mit der fortschreitenden Concentration des Gesammtkörpers in engem Zusammenhang.

Dass das Herz in einem Pericard liegt, ist nur in einzelnen Fällen

mit Sicherheit beobachtet. Muskeln und bindegewebige Stränge, welche sich einerseits an das Herz oder an das Pericard (welches letztere bei den Araneiden der Fall zu sein scheint), anderseits an das Integument anheften, scheinen ziemlich allgemein vorzukommen.

Am constantesten ist ausser dem Herzen selbst eine mediane vordere gefässartige Verlängerung desselben, welche auf der Rückenseite bis zum Gehirn verläuft und als Aorta cephalica bezeichnet werden kann. Sie ist vielleicht ein Ueberbleibsel eines ursprünglich langen, schlauchförmig bis in die vordere Körpergegend sich erstreckenden Herzschlauches, an dem die Ostienpaare nicht mehr zur Entwickelung gelangen.

Das Herz liegt bei allen Arachnoiden im Abdomen oder in dem ihm entsprechenden Körpertheil.

Scorpionidae (Fig. 371 A). Das gestreckte, schlauchförmige Herz des Scorpions liegt im Praeabdomen. Es ist achtkammerig und besitzt 8 Paare seitlicher Spaltöffnungen. Vom hintern Ende einer jeden Kammer geht ein Paar seitlicher Arterien ab. Das Herz setzt sich hinten in eine Aorta des Postabdomens, vorn in eine Aorta cephalica fort, die den Cephalothorax durchzieht. Aus der hintern Aorta entspringen einige seitliche Arterienpaare. Unmittelbar vor dem vordersten Ostienpaare, also an der Wurzel der Aorta cephalica, geht jederseits ebenfalls eine Seitenarterie ab. Eine Strecke weiter vorn folgen zwei weitere Seitenarterien, die nach unten verlaufend, den Schlund umfassen und so einen Schlundring bilden. Aus diesem Schlundring entspringt ein nach hinten verlaufendes medio-ventrales Längsgefäss, welches oberhalb des Bauchmarks liegt und als Supraneuralgefäss bezeichnet wird. Die Aorta cephalica entsendet vor der Stelle, wo die beiden Gefässe des Schlundringes aus ihr entspringen, noch zahlreiche Arterien, vornehmlich zu den 6 Extremitätenpaaren.

Wahrscheinlich öffnen sich alle Arterien in ein Lacunensystem des Körpers, und in diesem gelangt das Blut schliesslich in besondern Strömen, von denen die des Praeabdomens die Fächertracheen umspülen, wieder in das Pericard und von da in das Herz zurück. Doch bedarf gerade dieser Theil der Anatomie des Circulationssystems einer erneuten Untersuchung.

Das Circulationssystem der Scorpione zeigt eine ziemlich grosse Aehnlichkeit mit demjenigen der Xiphosuren, die durch das Vorkommen eines Schlundringes und eines medio-ventralen Längsgefässes erhöht wird. Doch muss betont werden, dass auch bei zahlreichen Krebsen (Malacostraken) ein medio-ventrales Längsgefäss (Subneuralgefäss) vorkommt, welches bei Isopoden durch einen Schlundring mit dem vordern Ende der Kopfaorta in Verbindung steht. Auch bei Peripatus will man ein medio-ventrales Gefäss beobachtet haben.

Araneiden (Fig. 371 B, 372). Nächst den Scorpioniden besitzen, so viel wir wissen, die Araneiden das am reichsten entfaltete Gefässsystem. Das der Rückenseite des Abdomens entlang verlaufende Herz ist in ein sackförmiges Pericard eingeschlossen, welches selbst wieder, wie es scheint, von einem Blutsinus umgeben ist. Das Herz besitzt nur 3 (bei Mygale 4?) Paar Spaltöffnungen, setzt sich vorn in eine Aorta cephalica, hinten in eine kurze Aorta oder Arteria posterior fort und entsendet seitlich 3 Paar unansehnliche Arterien, die sich bald in das Lacunensystem des Körpers öffnen. Die Arteria posterior öffnet sich in der Nähe

des Afters in einen hier gelegenen Blutsinus. Die Aorta cephalica verläuft nach vorn in den Cephalothorax, wo sie sich bald in 2 seitliche Stämme theilt, die nach unten umbiegen, und nach kurzem Verlaufe sich in mehrere Arterien auflösen, welche zu den Augen und in die Extremitäten verlaufen. Alle diese Arterien öffnen sich in Blutlacunen oder Blutsinusse, in die sie ihr Blut ergiessen. In diesem in bestimmter Weise angeordneten System von Lacunen und Sinussen durchströmt das Blut den Körper in bestimmten Richtungen. Der grösste Theil des Blutes sammelt sich schliesslich auf der Bauchseite am vordern Theil des Abdomens, richtet sich hier nach oben, umfliesst dabei die Fächertracheen und tritt dann schliesslich wieder in das Pericard ein, von wo aus es vornehmlich durch das vorderste Ostienpaar wieder ins Herz zurückgelangt. Der Blutstrom von den Fächertracheen (Lungen) zum Pericard scheint in einer besonderen Vene zu fliessen, welche durch eine Fortsetzung der Pericardialwand gebildet wird. Da aber das Pericard selbst nur einen Theil der Leibeshöhle darstellt, so kann man auch diese Vene nicht als ein eigentliches Blutgefäss betrachten, sondern nur als einen schärfer begrenzten, kanalartigen Theil der Leibeshöhle oder des allgemeinen Lacunensystems.

Bei den Pseudoscorpioniden (Fig. 371 C), Phalangiden (E), Cyphophthalmiden und Acarinen (D) reducirt sich das Gefässsystem auf das Herz und die Aorta cephalica. Das Herz selbst, im vordern Theile des Abdomens gelegen, wird immer kürzer und gedrungener. Die Zahl seiner Ostienpaare verringert sich, bis schliesslich (Acarinen und Obisium unter den Pseudoscorpioniden) nur noch ein Ostienpaar vorhanden ist. Wahrscheinlich kommt diese Reduktion dadurch zu Stande, dass der vordere Theil des Herzens seine Spaltöffnung verliert, enger wird und sich so der Aorta cephalica anschliesst, während sich allein die hintere Herzkammer mit ihrem Ostienpaar als sackförmiges propulsatorisches Organ forterhält.

Das Herz der Pseudoscorpioniden liegt in den 3 oder 4 vordern Abdominalsegmenten und soll bei Obisium nur ein, bei Chernes aber 4 Ostienpaare besitzen. Das Herz der Phalangiden und Cyphophthalmiden hat 2 Ostienpaare. Unter den Acarinen ist ein Herz bis jetzt nur bei Gamasiden und bei Ixodes aufgefunden. Es ist wahrscheinlich, ja fast sicher, dass viele andere Acarinen kein Herz und überhaupt kein gesondertes Blutgefässsystem besitzen. Dasselbe gilt für die Linguatuliden.

Bei den bisher nicht citirten Arachnoiden ist das Blutgefässsystem entweder gar nicht oder sehr ungenügend untersucht worden.

VII. Die Athmungsorgane.

Die Athmungsorgane der Arachnoidea sind Tracheen, deren äussere Oeffnungen oder Stigmata zu 1—4 Paaren fast durchgängig am Abdomen, und zwar ventral am vordern Theile desselben, liegen. Es kommen zwei scharf unterschiedene Formen von Tracheen vor, nämlich: 1) Röhrentracheen und 2) Fächertracheen. Die ersteren stimmen im Wesentlichen mit den uns schon bekannten Tracheen der Protracheata und Antennata überein. Die letztern, auch als Lungen, Lungentracheen, Lungensäcke oder Blättertracheen bezeichnet, sind bis jetzt ausschliesslich bei Arachnoiden angetroffen worden.

a) Die Röhrentracheen. Sie treten selbst wieder in drei verschiedenen Modfiikationen auf, zwischen denen aber Uebergänge

vorkommen. Bei der einen Tracheenform ist der vom Stigma entspringende Hauptstamm im Körper baumförmig verästelt, wie bei den Insekten und meisten Myriapoden. Die einzelnen Tracheenbäume stehen mit einander durch Anastomosen in Verbindung. In der Chitincuticula der Tracheen ist ein Spiralfaden differenzirt. Solche baumförmig im Körper verästelte Tracheen finden sich bei den Solpugiden, Cyphophthalmiden (Fig. 373 s_1), Phalangiden, einigen Pseudoscorpioniden und einigen Acarinen (Gamasiden, Ixodes).

Bei einer zweiten Form von Röhrentracheen theilt sich der vom Stigma entspringende Hauptstamm gewöhnlich nur einmal in 2 Hauptäste. An jedem dieser Hauptäste sitzen in unregelmässigen Abständen Büschel langer und feiner, unverästelter Tracheenröhrchen. Bisweilen findet sich nur ein solches Tracheenbüschel, das dann am Ende der Hauptstämme liegt. Solche Tracheen finden sich bei manchen Araneiden, vielen Pseudoscorpioniden und bei den meisten derjenigen Acarinen, die überhaupt mit Tracheen ausgestattet sind. Diese zweite Tracheenform, und zwar die zuletzt erwähnte Modifikation derselben, führt zu der dritten Form hinüber.

Fig. 373. Schematische Darstellung des **Tracheensystems von Gibbocellum sudeticum** (nach Stecker). 1—6 1. bis 6. Gliedmaassenpaar, nur das erste (Cheliceren) ausgezeichnet, *au* Augen, *go* Geschlechtsöffnung, s_1 vorderes Stigmenpaar (für die Baumtracheen), s_2 hinteres Stigmenpaar (für die Büscheltracheen), *an* After.

Bei der dritten Form von Röhrentracheen fehlt ein gemeinsamer, vom Stigma entspringender Tracheenstamm. Die einzelnen Röhrchen des Tracheenbüschels entspringen direkt vom Stigma. Man ist um so mehr berechtigt, diese dritte Form auf eine Verkürzung und schliesslichen Schwund des gemeinsamen Tracheenstammes zurückzuführen, als die hintern Tracheenbüschel einiger Pseudoscorpioniden (Chernes cimicoides) noch vom Ende einer kurzen Röhre entspringen. Solche einfache Büscheltracheen finden sich bei einigen Pseudoscorpioniden und einigen Cyphophthalmiden (Gibbocellum, Fig. 373 s_2). Sie zeigen viele Aehnlichkeit mit den früher (p. 494) beschriebenen Tracheen der Myriapodengattung Scutigera. Echte Spiralfäden finden sich bei der zweiten und dritten Form von Röhrentracheen nicht.

b) Die Fächertracheen (Tracheenlungen, Lungensäcke, Fig. 374 und 375). Das Stigma führt in einen mit Luft erfüll-

ten Sack, in welchen von der vorderen Wand her zahlreiche Blätter hineinragen, die wie die Blätter eines Buches angeordnet sind. Sie sind aber auch mit ihren Seitenrändern an den Seitenwänden des Sackes befestigt, so dass letzterer mit einer durch zahlreiche Scheidewände in zahlreiche Fächer eingetheilten Briefmappe verglichen werden könnte. Die Wandung des Sackes ist innen von einer Chitincuticula, einer Fortsetzung der äussern Chitinhaut des Körpers, überzogen, welche sich auch auf die Blätter fortsetzt, so dass diese aus zwei ziemlich dicht aneinander liegenden Lamellen bestehen, welche durch (vielleicht musculöse?) Trabekeln oder Querpfeiler verbunden sind. Zwischen diese beiden Lamellen eines Blattes kann von der Leibeshöhle her Blut eindringen, und so kann durch die Lamellen hindurch der Athmungsprocess stattfinden.

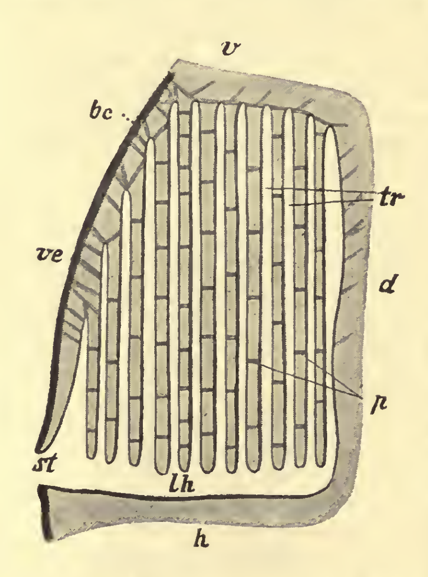


Fig. 374. Längsschnitt durch eine **Fächertrachee einer Spinne (Araneide)**, schematisirt (nach Mac Leod). *v* Vordere, *h* hintere, *ve* ventrale, *d* dorsale Seite der Fächertrachee, *bc* Integument der ventralen Körperwand des Abdomens, *st* Stigmenspalte, *lh* Luft- oder Tracheenhöhle, *tr* die Hohlräume der zu Lamellen abgeplatteten Tracheen, *p* Querpfeiler zwischen den Tracheen.

Die plausibelste Ansicht über die morphologische Bedeutung dieser „Lungensäcke“ scheint uns auch heute noch die zu sein, dass dieselben modificirte Tracheenbüschel sind. Stellen wir uns vor, dass an einem Tracheenbüschel, welches sich vermittelst eines kurzen Tracheenstammes durch das Stigma nach aussen öffnet, die einzelnen dichtstehenden Tracheenröhren sich gegenseitig zu hohlen Platten abplatten, und dass diese Hohlplatten sich in einer Reihe anordnen, so haben wir eine sogenannte Fächertrachee oder eine Tracheenlunge vor uns. Die einzelnen zwischen den Blättern des Athemsackes liegenden, sehr flachen Fächer würden also den Lumina der abgeplatteten Tracheen entsprechen.

Bandartig abgeplattete Tracheen kommen in der That bei Araneiden vor. — Man vergleiche ferner die Abbildung der Tracheenbüschel von Scutigera, pag. 494, welche das Verständniss der hier vorgetragenen Ansicht von der Entstehung der Fächertracheen wesentlich erleichtern wird.

Eine andere Ansicht über die morphologische Bedeutung der Fächertracheen der Arachnoiden ist von einigen jener Forscher geäussert worden, welche die Arachnoiden und speciell die Scorpioniden für nahe Verwandte der Xiphosuren halten. Nach dieser Ansicht würden die in den Lungensack hineinragenden Blätter oder Scheidewände den zu einer Art Buch angeordneten Kiemenblättern der Abdominalfüsse von Limulus entsprechen, die sich ins Innere des Körpers eingesenkt hätten. Es würden dann die 4 Paar Fächertracheen des Scorpions Rudimente von 4 Abdominalfusspaaren d. h. die Kiemenanhänge derselben darstellen. Verglichen mit der zuerst vorgetragenen Ansicht erscheint uns diese Auffassung künstlich und einer tieferen vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Begründung ledig zu sein.

Die Scorpioniden, Pedipalpen und die tetrapneumonen Araneiden (Mygaliden) besitzen ausschliesslich Fächertracheen. Bei dipneumonen Araneiden kommen Fächer- und Röhrentracheen zugleich vor.

Zahl und Lage der Stigmen.

Die Scorpioniden besitzen 4 Paar Fächertracheen und 4 Paar Stigmen, die seitlich an der Bauchseite des dritten bis achten Abdominalsegmentes liegen (Fig. 363, p. 534).

Die Pedipalpen haben 2 Paar Fächertracheen mit 2 Paar Stigmen an der Bauchseite des zweiten und dritten Abdominalsegmentes (Fig. 365, p. 536).

Unter den Araneiden verhalten sich die Tetrapneumonen und die Dipneumonen verschieden. Die Tetrapneumonen (Mygaliden) besitzen 2 Paar Fächertracheen und 2 Stigmenpaare (Fig. 375, *ft*, *s*), welche an der Bauchseite der Basis des Hinterleibes liegen. Die Dipneumonen haben nur ein Paar Fächertracheen, welches wohl dem vordern Paare der Tetrapneumonen entspricht. Ausserdem besitzen sie — wohl als Aequivalent des zweiten Fächertracheenpaares der Tetrapneumonen — Röhrentracheen, die gewöhnlich durch ein unpaares, die Form einer Querspalte besitzendes und am Abdomen weit nach hinten gerücktes Stigma ausmünden. Dieses unpaare Stigma entspricht wohl einem verschmolzenen, nach hinten verlagerten Stigmenpaar. Dafür spricht einerseits die Thatsache, dass bei einigen Araneiden (Dysdera, Segestria, Argyroneta) zwei getrennte, weiter vorn liegende Stigmen für die Röhrentracheen (hinter dem Stigmenpaar der Fächertracheen) vorkommen, und anderseits der Umstand, dass in einzelnen Fällen (Dictyna) die in dem unpaaren Stigma ausmündenden Tracheenstämme eine deutliche Duplicität erkennen lassen.

Die Solpugiden besitzen baumförmig verästelte Röhrentracheen, die mit 3 Paar Stigmen ausmünden, wovon das

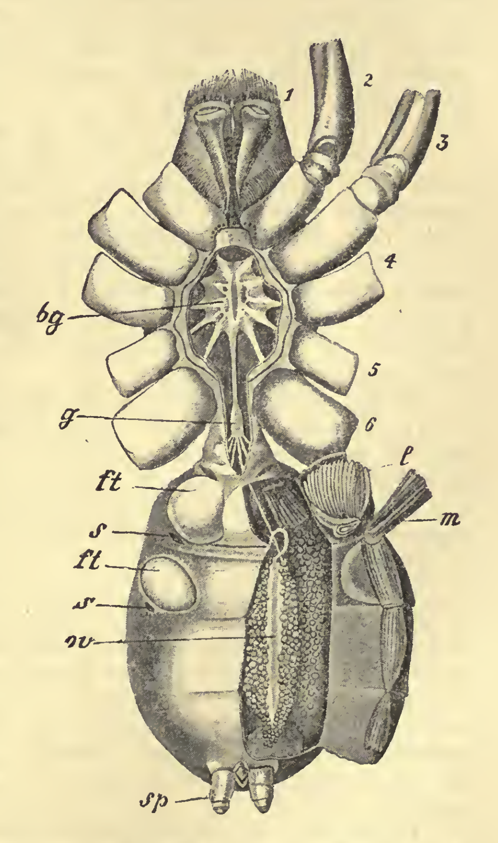


Fig. 375. **Mygale**, von der Bauchseite. Die Bauchwand des Cephalothorax wegpräparirt, um das grosse Kopfbrustganglion (*bg*) und das 2. kleine Ganglion an der Basis des Abdomens zu zeigen. Die Bauchwand der linken Abdominalseite auf die Seite gelegt. *m* Ventrale Muskeln des Abdomens, *l* Lamellen der Fächertracheen, *ft* Fächertracheen, *s* Stigmen derselben, *ov* Ovarium, *sp* Spinnwarzen, 1—6 1. bis 6. Extremitätenpaar, 2—6 nicht fertig gezeichnet. (Règne animal.)

erste am ersten Thoracalsegment, das zweite und dritte am zweiten und dritten Abdominalsegment liegt. Die Lage des ersten Stigmenpaares an der Brust verdient besonders hervorgehoben zu werden.

Bei den Pseudoscorpioniden finden sich für die hier vorhandenen Röhrentracheen 2 Paar Stigmen, die am 2. und 3. Abdominalsegment liegen. Bei Cheiridium findet sich nur ein Stigmenpaar, das vielleicht durch Verschmelzung der zwei Stigmenpaare der übrigen Pseudoscorpioniden entstanden ist.

Die baumförmig verästelten Tracheen der Phalangiden sollen durch ein einziges Stigmenpaar nach aussen münden, welches ventral am vordern Ende des sich mit seiner ganzen Breite eng an den Cephalothorox anschliessenden Hinterleibes liegt.

Unter den Cyphophthalmiden soll Cyphophthalmus nur ein Stigmenpaar auf der Unterseite des ersten Abdominalsegmentes besitzen. Gibbocellum (Fig. 373) hingegen hat 2 Paar Stigmen, welche seitlich und ventral am 2. und 3. Abdominalsegment liegen. Das vordere Stigmenpaar führt zu reich verästelten Tracheen, deren zwei Hauptstämme sich im Cephalothorax zu einem unpaaren medianen Stamm vereinigen. Das hintere Stigmenpaar führt zu Büscheltracheen. Jedes Stigma ist von einer siebartig durchlöcherten Platte bedeckt und jeder Porus der Platte stellt die Mündung einer Trachee dar.

Bei vielen, hauptsächlich den parasitisch lebenden Acarinen und den Meeresmilben fehlen Tracheen. Wo sie vorhanden sind, münden sie durch ein Stigmenpaar nach aussen, welches auffallenderweise eine sehr verschiedene Lage haben kann. Meistens liegt es in der Nähe des Coxalgliedes des letzten Extremitätenpaares, oft aber auch weiter vorn. Bisweilen liegt es auf der Rückenseite, hie und da über der Basis der Cheliceren. Eine Beurtheilung dieser Verhältnisse ist zur Zeit noch nicht möglich. Bei einigen Acarinen hat man mit Oeffnungen der äussern Chitinhaut in Verbindung stehende kurze Röhren oder Taschen als Rudimente von Tracheen gedeutet.

Die Linguatuliden sind tracheenlos. Ebenso sollen die Microthelyphoniden besonderer Athmungsorgane entbehren. Bestätigt sich dies, so darf darin jedenfalls ebensowenig wie bei den Milben ein ursprüngliches Verhalten gesucht werden.

Ueber die Tartariden liegt blos die Angabe vor, dass sie zwei als Stigmen gedeutete seitliche Oeffnungen am 2., 3. und 4. Bauchringe, also im Ganzen 6, besitzen sollen.

Ein Ueberblick über die Lage der Athmungsorgane und ihrer Mündungen bei den verschiedenen Abtheilungen der Arachnoidea zeigt uns, dass nicht nur mehrere Abdominalsegmente Stigmen besitzen, sondern dass solche auch, wie das Beispiel der Solpugiden zeigt, am Thorax vorkommen können. (Die vorderständige Lage der Stigmen bei gewissen Acarinen dürfen wir wohl kaum verwerthen, da die Acarinen eine sehr einseitig entwickelte Arachnoidengruppe darstellen, welche sich offenbar, abgesehen von den Linguatuliden, am weitesten von den ursprünglichen Verhältnissen entfernt.)

Unter der Voraussetzung, dass die Fächertracheen modificirte Röhrentracheen sind, dürften wir deshalb zu der Annahme berechtigt sein, dass die uns unbekannte Stammform der Arachnoidea eine grössere Anzahl von Stigmen und dazu gehörigen Tracheen besass als irgend eine heute lebende Arachnoidenform.

VIII. Geschlechtsorgane.

Alle Arachnoiden sind getrennt-geschlechtlich. Die Geschlechtsorgane liegen im Abdomen. Hoden und Ovarien sind entweder in einem Paar vorhanden oder unpaar in der Einzahl. Der paarige Zustand dürfte der ursprünglichere sein. Die Ovarien treten bei sehr vielen Arachnoiden als Schläuche auf, die mit kugeligen Beeren oder Bläschen besetzt sind und so ein traubiges Aussehen gewinnen. Die Eier entstehen nur in den Bläschen, die man als Eifollikel bezeichnen kann, und ge-

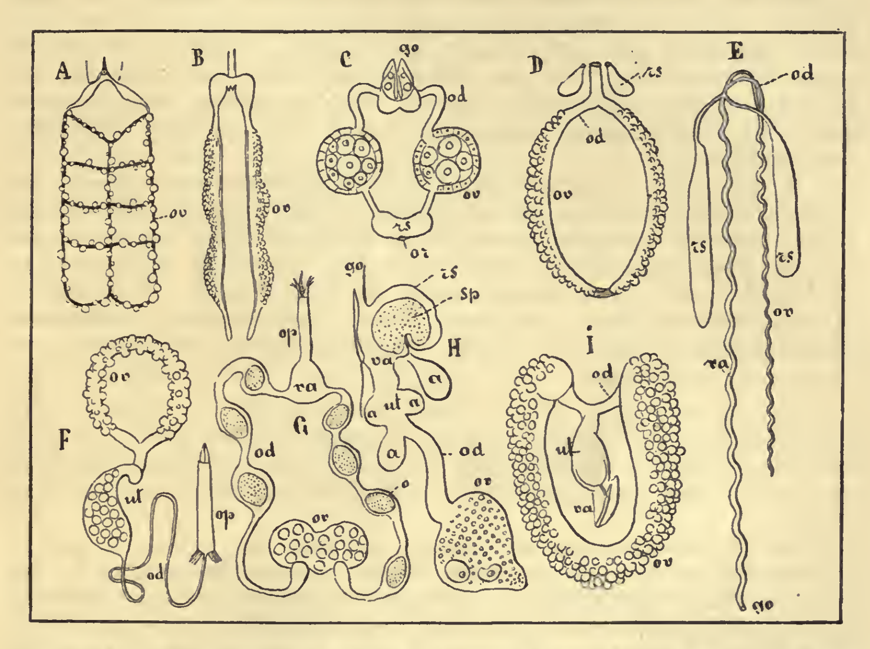


Fig. 376. **Weiblicher Geschlechtsapparat verschiedener Arachnoiden.** Die Figuren sind meist etwas schematisirt. *A* **Scorpio occitanus** (nach Blanchard). *B* **Galeodes barbarus** (nach L. Dufour). *C* **Trichodactylus anonymus** (Milbe), weibliche Geschlechtsorgane der Nymphe (nach Nalepa). *D* **Ein Araneide**. *E* **Pentastoma taenioides** (nach R. Leuckart). *F* **Phalangium opilio** (nach Gegenbaur). *G* **Cepheus tegeocranus** (Milbenfamilie der Oribatidae) (nach Michael). *H* **Gamasus crassipes** (Milbe) (nach Winkler). *I* **Trombidium fuliginosum** (nach Henking). *ov* Ovarium, *od* Ovidukt, *go* Geschlechtsöffnung, *rs* Receptaculum seminis, *or* äussere Mündung desselben (in Fig. *C*), *va* Vagina (bei *E* zugleich Uterus), *op* Ovipositor (Legeröhre), *a* Anhangsdrüsen.

langen von hier aus in den Ovarialschlauch, der nur als Fortleitungsrohr dient.

Mit sehr seltenen Ausnahmen sind die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane paarig. An ihrem Endabschnitt vereinigen sie sich und münden durch eine unpaare ventrale Geschlechtsöffnung am Vorderende des Abdomens nach aussen. Mit dem Endabschnitt der Ausführungsgänge stehen meist accessorische Apparate: Receptacula seminis, Vesiculae seminales, Drüsen, männliche und weibliche Begattungsorgane, in Verbindung. Im Einzelnen ist der anatomische Bau der Geschlechts-

apparate bei den verschiedenen Arachnoiden recht verschieden. Die hier folgende Uebersicht ist unvollständig und berücksichtigt nur genauer untersuchte Geschlechtsapparate.

Scorpioniden. Weiblicher Apparat (Fig. 376 A). Drei mit rundlichen Ovarialfollikeln besetzte Längsröhren liegen im Praeabdomen. Die eine Röhre verläuft median, die beiden andern seitlich. Die mediane steht mit den lateralen durch 5 transversale, ebenfalls mit Ovarialfollikeln besetzte Anastomosen in Verbindung, so dass der ganze Ovarialtheil des Geschlechtsapparates ein aus 8 Maschen bestehendes Geflecht darstellt. Aus dem Vorderende dieses letzteren entspringt jederseits ein Ovidukt, der sofort zu einem länglichen Schlauche (Receptaculum seminis? Vagina?) anschwillt. Beide Schläuche convergiren gegen die ventrale Mittellinie, wo sie am ersten Abdominalringe, vor den Kämmen, mit einer von 2 Klappen bedeckten Oeffnung nach aussen münden. Die Scorpioniden sind lebendiggebärend. Die Embryonen entwickeln sich in den als Uteri fungirenden Ovarialröhren.

Männlicher Apparat (Fig. 377 A). Die röhrenförmigen Hoden sind deutlich paarig. Jederseits finden sich zwei Hodenröhren, die mit einander durch Anastomosen verbunden sind. Beide Längsröhren vereinigen sich nach vorn zu einem Samenleiter, welcher, mit dem der andern Seite vereinigt, an derselben Stelle nach aussen mündet, wo beim Weibchen die weibliche Geschlechtsöffnung liegt. Mit dem letzten Abschnitt der Leitungswege stehen paarige accessorische Organe: Begattungsorgane, Samenblasen und Drüsen, in Verbindung.

Pseudoscorpioniden. Das Ovarium ist ein unpaarer, mit Eifollikeln besetzter Schlauch, der sich in zwei Ovidukte fortsetzt, die in eine kurze Vagina einmünden. Mit der Vagina stehen zahlreiche einzellige Drüsen und zwei lange, geknäuelte, schlauchförmige Drüsen in Zusammenhang.

Die Hoden erinnern bei Chernes und Obisium in ihrer Gestalt an die Ovarien der Scorpioniden. Bei Chelifer hingegen findet sich ein einfacher medianer Hodenschlauch. Ueberall sind zwei Samenleiter vorhanden, die in einen gemeinsamen Begattungsapparat einmünden, mit welchem ähnliche Drüsen in Verbindung stehen wie beim Weibchen. Die unpaare Geschlechtsöffnung liegt in beiden Geschlechtern ventral an der Grenze des 2. und 3. Abdominalsegmentes.

Solpugiden. Der weibliche Geschlechtsapparat (Fig 376 B) besteht aus zwei langgestreckten, im Abdomen gelegenen Ovarialschläuchen, die an ihrem Aussenrande mit zahlreichen Eifollikeln besetzt sind. Aus jedem Ovarium entspringt ein Eileiter. Beide Eileiter vereinigen sich, indem sie an ihrem Ende anschwellen, mit einander, um durch die äussere Geschlechtsöffnung, eine Längsspalte an der Bauchseite des ersten Abdominalsegmentes, nach aussen zu münden.

Männlicher Apparat (Fg. 377 B, C). Im Abdomen liegen jederseits zwei dünne und ausserordentlich lange, gewundene, von einander vollständig gesonderte Hodenröhren. Diese Hodenröhren setzen sich in Samenleiter fort. Die beiden Samenleiter einer Seite vereinigen sich nach kürzerem oder längerem Verlaufe zu einem Ausführungsgang, der, mit dem der andern Seite vereinigt, in einer gemeinsamen äussern Geschlechtsöffnung ventral am ersten Abdominalsegment nach aussen mündet. Die Leitungswege zeigen entweder 4 oder 2 als Samenblasen gedeutete Erweiterungen, welche im ersten

Falle im Verlaufe der 4 Samenleiter, im letzteren im Verlaufe der beiden gemeinsamen Ausführungsgänge liegen.

Bei den Pedipalpen sind Ovarien und Hoden paarig mit paarigen Ausführungsgängen und gemeinsamer unpaarer Geschlechtsöffnung auf der Bauchseite des ersten Hinterleibssegmentes. Die Phryniden sind lebendiggebärend.

Bei den Microthelyphoniden sollen die Keimdrüsen (wenigstens das Ovarium) unpaar sein. Wahrscheinlich existiren 2 Eileiter, welche vermittelst eines gemeinsamen Endstückes an der Bauchseite des ersten Abdominalsegmentes nach aussen münden.

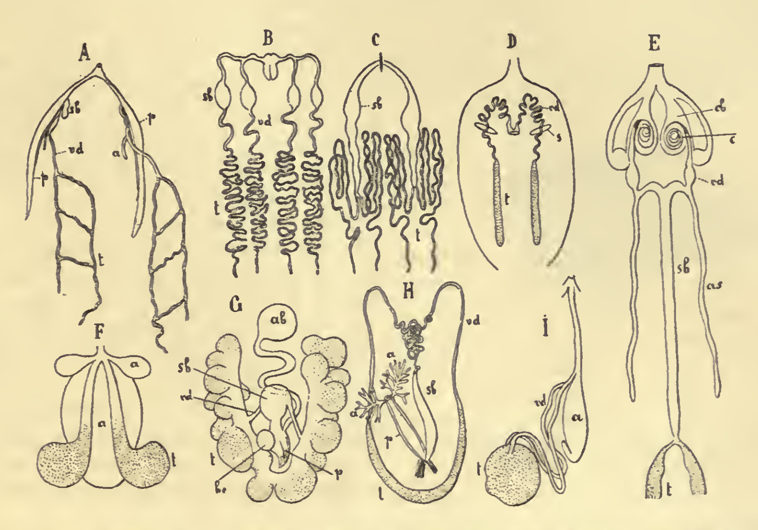


Fig. 377. **Männlicher Geschlechtsapparat verschiedener Arachnoiden.** Die Figuren sind meist etwas schematisirt. *A* **Scorpio occitanus** (nach BLANCHARD). *B* **Galeodes barbarus.** *C* **Galeodes nigripalpis** (nach DUFOUR). *D* **Philoica domestica** (Araneide) (nach BERTKAU). *E* **Pentastoma taenioides,** nur das vordere Ende der Hoden gezeichnet (nach R. LEUCKART). *F* **Uropoda** (Milbe) (nach WINKLER). *G* **Trombidium fuliginosum** (Milbe) (nach HENKING). *H* **Phalangium opilio** (nach KROHN). *I* **Gamasus crassipes** (Milbe) (nach WINKLER). Ueberall haben die Buchstaben folgende Bedeutung: *t* Hoden (punktirt), *vd* Vasa deferentia = Samenleiter, *sb* Samenblase, *p* Penis, *a* Anhangsdrüsen, *as* Anhangsschläuche, *ab* Anhangsblase, *be* Bursa expulsatoria, *c* Cirrus, *cb* Cirrustasche.

Araneiden. Weiblicher Apparat (Fig. 376 D). Es finden sich im Hinterleib 2 weite Schläuche, die mit zahlreichen Eifollikeln besetzt sind und deshalb ein traubiges Aussehen darbieten. Hie und da verschmelzen die freien Enden der beiden Ovarien so, dass ein unpaares ringförmiges Ovarium zu Stande kommt. Ueberall finden sich zwei kurze Eileiter, die sich zu einem kurzen Endabschnitt (Vagina) vereinigen, welcher durch die unpaare mediane Geschlechtsöffnung an der Basis des Abdomens, auf der Bauchseite, zwischen oder etwas hinter dem vordern Stigmenpaar liegt. Alle weiblichen Araneiden besitzen Samentaschen (Receptacula seminis). Es findet sich entweder eine Samentasche oder zwei seitliche Samentaschen, seltener drei, eine mediane und zwei seitliche. Diese Samentaschen, in welche bei der Begattung das Sperma eingeführt wird, sind bei sehr vielen Spinnen von dem Geschlechtsapparat völlig gesondert, mit besonderen, in

unmittelbarer Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung gelegenen äussern Mündungen. Bei andern treten sie als Anhangsorgane der Vagina auf. Bei Epeira besitzt jede der beiden Samentaschen zwei Oeffnungen, eine äussere, auf der Genitalplatte in der Nähe der Geschlechtsöffnung gelegene und eine innere, welche in die Vagina mündet.

Männlicher Apparat (Fig. 377 D). Zwei Hoden liegen als lange Schläuche im Abdomen und setzen sich in zwei lange, dünne, oft vielfach gewundene Samenleiter fort, die vermittelst eines kurzen, weiten, gemeinsamen Ausführungsganges an der zwischen den beiden vordern Stigmen gelegenen männlichen Geschlechtsöffnung ausmünden. Der Uebergang der Hoden in die Samenleiter erfolgt oft ganz allmählich, so dass man oft nicht sagen kann, wo die ersteren aufhören und die letzteren anfangen. Bisweilen sind die blinden Enden der beiden Hoden durch Bindegewebe äusserlich verbunden.

Es fehlt am männlichen Geschlechtsapparat der Araneiden ein besonderes Begattungsorgan. Als solches fungirt der Kiefertaster des Männchens, dessen Endglied (Fig. 378) in eigenthümlicher Weise umgestaltet ist. Die Innenseite dieses Endgliedes trägt einen Auswuchs, in welchem ein spiralig aufgerollter Kanal bis an die röhrenförmig ausgezogene Spitze verläuft und hier ausmündet. Dieser Kanal wird von dem Männchen mit aus der Geschlechtsöffnung austretendem Sperma gefüllt. Bei der nachfolgenden Begattung wird die Spitze des Auswuchses des Kiefertasters in das Receptaculum seminis des Weibchens eingeführt und der Samen aus dem Spiralkanal in das Receptaculum entleert.

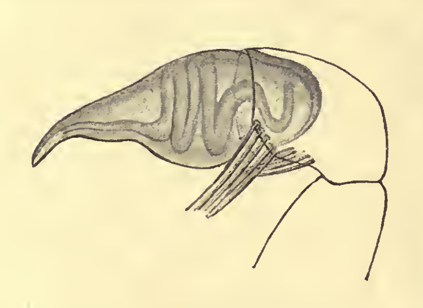


Fig. 378. **Letztes Tasterglied von Filistata testacea Latr.** (nach Bertkau).

Phalangiden (Fig. 376 F, Fig. 377 H). Hier ist sowohl Ovarium als Hode unpaar. Jede Keimdrüse stellt einen halbkreisförmigen Schlauch dar, der wohl, nach Analogie der bei den Araneiden bekannten Verhältnisse, als durch die Verschmelzung der blinden Enden ursprünglich paariger Keimdrüsen entstanden zu betrachten ist. Der Ovarialschlauch ist an seiner Oberfläche mit Eifollikeln besetzt. Die beiden Enden der Keimdrüsen setzen sich in zwei Leitungswege fort (Samenleiter beim Männchen, Eileiter beim Weibchen), und diese vereinigen sich zu einem gemeinsamen Ausführungsgang, welcher in einen Begattungsapparat eintritt. Dieser stellt beim Männchen einen stabförmigen Penis, beim Weibchen eine lange, cylindrische Legeröhre dar. Sowohl Penis als Legeröhre sind in besondere Scheiden eingeschlossen, Penis und Legeröhre können mitsammt ihren Scheiden vorgestreckt und ausgestülpt werden. — Die beiden Samenleiter sind kurz vor ihrem Eintritt in den gemeinsamen Ausführungsgang knäuelartig verschlungen. Bevor der Ausführungsgang in den Penis eintritt, wird seine Wand stark musculös. Dieser musculöse Theil des Ausführungsganges dient offenbar als propulsatorisches Organ, dazu bestimmt, den Samen aus dem Penis herauszubefördern. In das Ende der Penisscheide mündet ein Paar accessorischer Drüsen.

Beim Weibchen zerfällt der gemeinsame Ausführungsgang in zwei Abschnitte, einen proximalen, erweiterten, zur Zeit der Reife mit Eiern gefüllten Uterus und einen engeren und längeren, distalen, den man wohl auch

als Vagina bezeichnet und der sich in die Legeröhre fortsetzt. Die Vagina besitzt zwei Seitentaschen, die als Receptacula seminis gedeutet werden. Accessorische Drüsen münden in das Ende der Scheide der Legeröhre.

Die Geschlechtsöffnung liegt bei beiden Geschlechtern ventral an der Grenze von Kopfbrust und Hinterleib.

Es kommt nicht selten vor, dass sich bei Phalangidenmännchen an der Oberfläche der Hoden Eier entwickeln, die aber offenbar nicht nach aussen gelangen, sondern zu Grunde gehen.

Auch bei den Cyphophthalmiden liegt die Geschlechtsöffnung ventral an der Basis des Hinterleibes (am ersten Abdominalsegment). Das Männchen besitzt einen langen Penis, das Weibchen eine lange Legeröhe.

Acarinen (Fig. 376, C, G, H I, Fig. 377 F, G, I). Hier herrscht eine grosse Mannigfaltigkeit im Bau der Geschlechtsorgane. Zwei extreme Fälle sind folgende. In dem ersten sind 2 getrennte, symmetrisch gelegene Keimdrüsen und 2 getrennte Ausführungsgänge vorhanden, die durch einen gemeinsamen unpaaren Begattungsapparat nach aussen münden. Hierin erblicken wir ein ursprünglicheres Verhalten. Das andere Extrem ist selten. Wir finden es bei Gamasidenweibchen (Fig. 376 H), wo ein einziges, unpaares Ovarium sich in einen einzigen, unpaaren Ausführungsgang fortsetzt, welcher durch den Begattungsapparat ausmündet. Uebergänge zwischen diesen Extremen finden wir bei sehr zahlreichen Milben. Die beiden Keimdrüsen verschmelzen in verschiedener Weise zu einer einzigen, die bisweilen noch die ursprüngliche Duplicität erkennen lässt; die Leitungswege aber bleiben in grösserer oder geringerer Ausdehnung getrennt.

Mit den Leitungswegen stehen häufig accessorische Organe, Drüsen, Receptacula seminis u. s. w. in Verbindung. Der unpaare Endabschnitt der Leitungswege führt fast überall zu einem äussern Geschlechtsapparat, der beim Männchen als Penis bezeichnet wird, beim Weibchen als Legeröhre entwickelt sein kann. Oft finden sich in der Umgebung der Geschlechtsöffnung Einrichtungen, z. B. Saugnäpfe, welche als Hilfsorgane bei der Begattung eine Rolle spielen. Die Geschlechtsorgane sind in ihrer Lage durchaus nicht auf den hintern Körpertheil beschränkt, sondern es giebt sich auch darin, dass sie oft weit nach vorne verlaufen, die starke Concentration des gesammten Körpers, die Verwischung der Grenze zwischen Cephalothorax und Abdomen kund. Auch die Geschlechtsöffnung ist oft weit nach vorn, in einigen Fällen bis zwischen das vorderste Beinpaar, verlagert. Lehrreich ist eine bei Tyroglyphen (Trichodactylus anonymus) gemachte Beobachtung, nach welcher die beim erwachsenen Weibchen zwischen dem zweiten Beinpaar gelegene Geschlechtsöffnung im letzten Larvenstadium (vor der letzten Häutung) noch zwischen dem letzten Fusspaar gelegen ist. Diese Beobachtung wirft auch Licht auf die vorderständige Lage der Stigmen bei manchen Milben, die als durch Verschiebung entstanden zu deuten sein dürfte.

Aehnlich wie bei den Araneiden kommen auch bei gewissen Milben im weiblichen Geschlecht getrennt vom übrigen Geschlechtsapparat ausmündende Receptacula seminis vor. So besitzt Trichodactylus ein Receptaculum am hintern Körperende, welches durch eine postanale Oeffnung nach aussen mündet. In diese Oeffnung wird bei der Begattung der Penis eingeführt. Das Receptaculum steht durch zwei kurze Röhren mit den beiden Ovarien in Verbindung. Diese und die bei Epeira bestehenden Verhältnisse erinnern einigermaassen an die bekannten Verhältnisse bei Trematoden und Cestoden, wo der weibliche Geschlechtsapparat ausser

durch die gewöhnliche Geschlechtsöffnung noch durch den LAURER'schen Gang mit der Aussenwelt communicirt. Bei Trichodactylus entsteht das Receptaculum für sich durch eine Hauteinstülpung, die sich erst secundär mit den Ovarien in Verbindung setzt.

Einige Acarinen sind lebendig-gebährend, andere ovovivipar, d. h. es entwickeln sich die Eier schon im mütterlichen Körper eine Strecke weit, so dass bald nach der Eiablage das Junge ausschlüpft. Die meisten Acarinen jedoch sind ovipar. Die Eier oder die Embryonen sammeln sich oft in grösserer Anzahl in den erweiterten Eileitern, die dann als Uteri fungiren.

Linguatuliden. Weiblicher Apparat (Fig. 376 E, 379). Das Ovarium ist ein langer, unpaarer, mit Eifollikeln besetzter, den Körper oberhalb des Darmes der Länge nach durchziehender Schlauch. Er setzt sich vorn in zwei Ovidukte fort, welche, den Oesophagus umfassend, unter demselben in das Vorderende der unpaaren Vagina einmünden. Diese dient zugleich als Uterus, indem in ihr die erste Embryonalentwickelung der Eier stattfindet. Die Vagina ist ein ausserordentlich langes, oft mit mehreren hunderttausend Eiern und Embryonen erfülltes, in vielfachen Windungen den Darm bis hinten begleitendes Rohr, welches durch die in unmittelbarer Nähe des Afters gelegene weibliche Geschlechtsöffnung nach aussen mündet. In das vorderste Ende der Scheide, nahe der Stelle, wo die Eileiter in sie eintreten, münden die Ausführungsgänge von zwei langgestreckten Samentaschen (Receptacula seminis), die zu beiden Seiten des Mitteldarmes liegen.

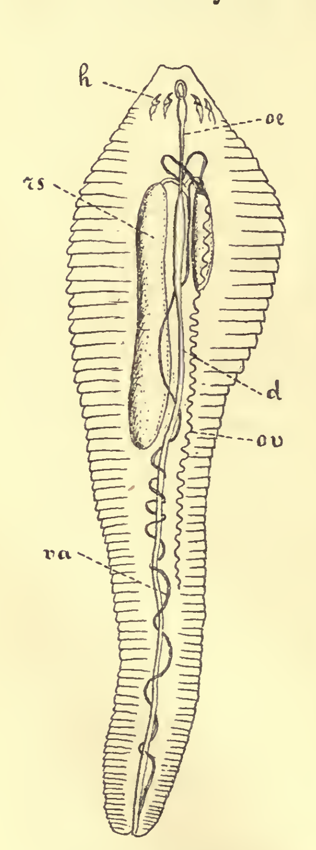


Fig. 379. **Weibchen von Pentastomum taenioides** zur Zeit der Begattung, mit den Eingeweiden (nach R. LEUCKART). *h* Haken, *oe* Oesophagus, *rs* Receptacula seminis, das eine ist noch leer, *d* Darm, *ov* Ovarium, *va* Vagina.

Männlicher Apparat (Fig. 377 E). Der Hode ist ein bald paariger, bald unpaarer Schlauch, der eine ähnliche Lage hat, wie das Ovarium. Der oder die Hoden setzen sich vorn in einen unpaaren ausführenden Abschnitt fort, welcher als Samenblase gedeutet wurde. Die Samenblase theilt sich vorn in 2 Kanäle, die Samenleiter, welche den Oesophagus umfassen. Jeder Samenleiter endet in einem männlichen Begattungsorgan. Die für beide Begattungsorgane gemeinsame männliche Geschlechtsöffnung liegt — im Gegensatz zur weiblichen — im vorderen Körpertheile hinter dem zweiten Hakenpaar. Den Samentaschen des Weibchens entsprechend finden sich beim Männchen zwei nach hinten verlaufende Blindschläuche, wahrscheinlich Organe zur Propulsation des Samens, welche in die beiden Samenleiter münden. Das Ende eines jeden Samenleiters tritt in einen sehr langen, im Ruhezustand in einer besondern Tasche aufgerollten, chitinigen Cirrus ein.

IX. Ontogenie.

Aus der Ontogenie der Arachnoidea will ich nur einige wenige Thatsachen hervorheben, und zwar vornehmlich solche, welche für die vergleichende Anatomie von besonderer Bedeutung sind.

1. Die Furchung scheint im Allgemeinen nach der Furchungsweise centro- oder mesolecithaler Eier zu verlaufen. Es kommt zur Bildung eines den Dotter überziehenden Blastoderms, während im Dotter selbst Merocyten zurückbleiben. Die Bildung der Keimblätter und Anlage der wichtigsten Organe geht wie bei anderen Arthropoden von einer Blastodermplatte aus, die man als Embryonalanlage bezeichnen kann. — Bei den Scorpioniden indessen scheint das Ei meroblastisch telolecithal zu sein und die Furchung in entsprechender Weise zu verlaufen, so dass kein allseitig den Dotter umhüllendes Blastoderm, sondern eine Keimscheibe an einem Pole des Eies gebildet wird.

2. Embryonalhüllen sind bis jetzt nur bei Scorpioniden nachgewiesen worden. Die Embryonalhülle besteht hier wie bei den Insekten aus 2 Häuten, von denen die äussere der Serosa, die innere dem Amnion der Hexapoden entsprechen dürfte.

3. Die Segmentbildung an der Embryonalanlage erfolgt im Allgemeinen von vorn nach hinten, so dass hinter den schon gebildeten Segmenten vom Endsegment aus immer neue gebildet werden. Doch tritt häufig das Segment der Cheliceren und bisweilen auch dasjenige der Pedipalpen erst nach der Bildung einiger darauf folgender Segmente auf.

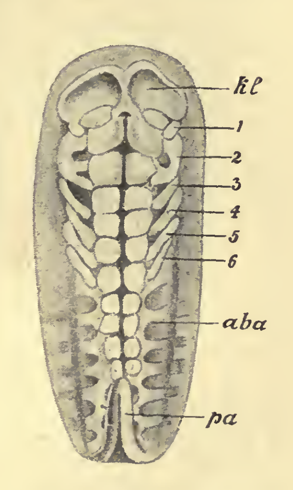


Fig. 380. **Embryo des Scorpions, auf eine Fläche ausgebreitet, von der Bauchseite (nach Metschnikoff).** *kl* Kopflappen, 1 Cheliceren, 2 Pedipalpen, 3—6 die 4 Beinpaare, *aba* Anlagen von Abdominalgliedmaassen, *pa* Postabdomen.

4. Die Extremitätenanlagen scheinen bei verschiedenen Arachnoiden in sehr verschiedener Reihenfolge aufzutreten. Oft bilden sich die bleibenden Extremitäten, mit Ausnahme der später zur Anlage gelangenden Cheliceren, gleichzeitig. Bei Pseudoscorpioniden sollen die Anlagen der Extremitäten sogar vor der Segmentirung der Embryonalanlage zu erkennen sein.

5. Bei allen Arachnoiden, abgesehen von den Linguatuliden, ist der Körper auf embryonalen Stadien reicher gegliedert als beim erwachsenen Thier. Vor allem zeigt die Cephalothoracalregion eine embryonale Gliederung. Diese Region besteht auf gewissen Embryonalstadien aus einem Kopf- oder Scheitellappen, an welchem das Stomodaeum und die definitive Mundöffnung sich bildet, und 6 darauf folgenden, also postoralen Segmenten, deren erstes das Segment der Cheliceren, das zweite das Segment der Pedipalpen ist, während die vier übrigen die Segmente der vier folgenden Extremitätenpaare darstellen. Am Abdomen lässt sich ebenfalls auch überall da, wo es beim erwachsenen Thier ungegliedert ist, beim Embryo eine Gliederung erkennen. Doch ist die Zahl der embryonalen Abdominalsegmente bei den verschiedenen Abtheilungen der Arachnoiden eine sehr

verschiedene. Ganz besonders wichtig ist die Thatsache, dass das embryonale Segment der Cheliceren ein postorales ist. Am Kopflappen entwickeln sich keine Extremitäten, im Gegensatz zu den Crustaceen, Protracheaten und Antennaten, wo sich am Kopflappen die Antennen bilden. Aus dieser Thatsache geht hervor, dass die Cheliceren der Cheliceroten jedenfalls nicht den Antennen der Antennaten entsprechen.

Dass bei verschiedenen Arachnoiden am embryonalen Abdomen Gliedmaassenrudimente auftreten und dass diese Rudimente später theilweise verschwinden, theilweise sich erhalten (Kämme der Scorpione, Spinnwarzen der Araneiden), ist schon mitgetheilt worden.

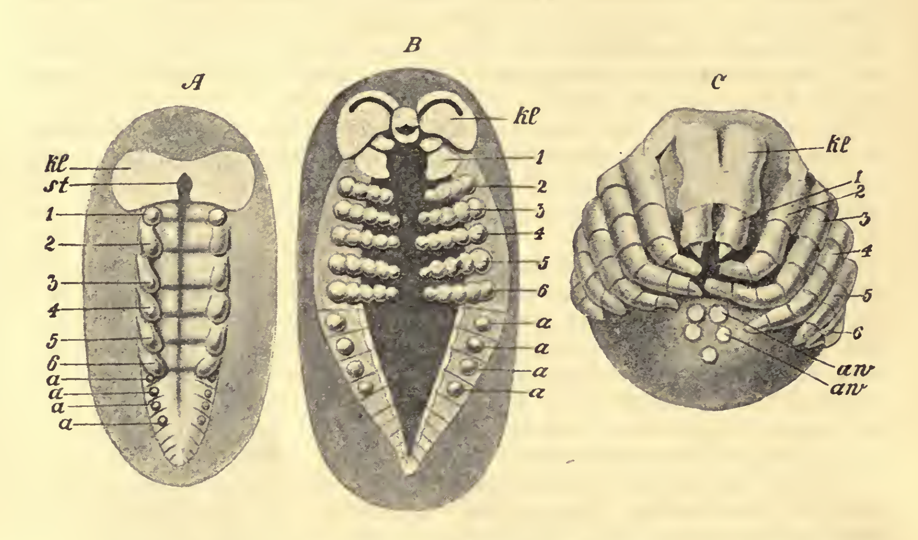


Fig. 381. *A, B, C* Embryonen von Agelena labyrinthica, von 3 verschiedenen Entwickelungsstadien; bei *A* und *B* auf eine Fläche aufgerollt gedacht, bei *C* in der natürlichen Gestalt, von der Bauchseite. *kl* Kopflappen, *st* Stomodaeum, 1—6 1. bis 6. Extremitätenpaar (des Cephalothorax), und zwar 1 Cheliceren, 2 Pedipalpen, 3—6 Beine, *a* Anlagen von Abdominalgliedmaassen, *aw* in *C* Spinnwarzen (nach BALFOUR).

6. Was über das Verhältniss der embryonalen Gliederung des Körperstammes zur definitiven Gliederung desselben gesagt wurde, kann in gleicher Weise auch vom Nervensystem gesagt werden. In jedem embryonalen Segment bildet sich, wie die an Scorpioniden und Araneiden angestellten Untersuchungen ergeben haben, ein Ganglienpaar. Das embryonale Ganglienpaar des Kopflappens ist die Anlage des obern Schlundganglions. Im ersten postoralen Segment gelangt ein besonderes Ganglion für die Cheliceren zur Ausbildung, das sich erst secundär von hinten an das obere Schlundganglion anlagert und mit diesem zum definitiven Gehirn vereinigt. Bei den Antennaten und Protracheaten hingegen werden die Antennen von Anfang an von dem praeoralen obern Schlundganglion aus innervirt. Ebenso besitzen alle folgenden embryonalen Segmente mit Ausnahme des Endsegmentes je ein Ganglienpaar. Die mehr oder weniger stark concentrirte Form des Nervensystems des erwachsenen Thieres kommt durch Verschmelzung gesonderter embryonaler

Ganglienpaare zu Stande. — Das ganze Centralnervensystem entsteht in ähnlicher Weise wie bei den übrigen Arthropoden.

7. Das Mesoderm der Arachnoiden ist zu einer gewissen Zeit der Embryonalentwickelung in ganz ähnlicher Weise in Form von zwei seitlichen segmentirten Streifen oder Bändern mit segmentalen Hohlräumen entwickelt, wie bei Annulaten, Protracheaten, Antennaten und vielleicht auch Crustaceen.

8. Vorderdarm und Hinterdarm entwickeln sich in bekannter Weise als Einstülpungen des Ectoderms (Stomodaeum und Proctodaeum). Ueber die Bildungsweise des Mitteldarmrohres sind die Forscher noch nicht einig.

9. Die ersten Anlagen der Lungen (Fächertracheen) treten in Form von Einstülpungen des Ectoderms auf, also wie die Anlagen der Tracheen bei den Antennaten.

10. Die meisten Arachnoiden werden geboren oder schlüpfen aus dem Ei in einem dem erwachsenen ähnlichen Zustande. Soviel wir wissen, kommt nur bei Pseudoscorpioniden und Acarinen eine postembryonale Metamorphose vor. Die ersteren schlüpfen in einem sehr unfertigen Zustande aus dem Ei, bleiben aber noch längere Zeit (nach Art von Parasiten?) am Körper der Mutter (welche die abgelegten Eier mit sich herumträgt) befestigt. Den jungen Acarinenlarven fehlt (Fig. 362, pag. 530) noch das letzte Extremitätenpaar, d. h. das 4. Beinpaar. Die Metamorphose ist bei Acarinen oft eine sehr complicirte und verläuft unter vielfachen Häutungen. Bisweilen treten wiederholte Puppen und Larvenstadien auf. In solchen Fällen scheint die Verwandlung unter ganz ähnlichen innern Vorgängen (Zerfall und Schwund von Larvenorganen, Bildung der definitiven Organe aus imaginalen Theilen der Larve) zu verlaufen, wie wir sie bei Insekten mit vollkommener Verwandlung kennen gelernt haben.

Ueber die Entwickelung und Lebensgeschichte der Linguatuliden wurde in der systematischen Uebersicht einiges gesagt. Die Ontogenie dieser Gruppe liefert keine Anhaltspunkte für die Beurtheilung ihrer Stellung im System.

X. Phylogenie.

Die Arachnoiden bilden eine scharf umgrenzte, natürliche Arthropodenabtheilung. An der nahen Verwandtschaft der verschiedenen zu der Klasse vereinigten Ordnungen ist, wenn wir von den Linguatuliden absehen, nicht zu zweifeln. Es ist ferner nicht zu bezweifeln, dass diejenigen Arachnoiden, deren Körper am reichsten gegliedert ist, ursprünglichere Charaktere beibehalten haben. Es sind dies die Scorpioniden — diese wegen der reichen Gliederung des Abdomens und des abdominalen Nervensystems — und die Solpugiden — diese wegen der Gliederung der dem Cephalothorax der übrigen Arachnoiden entsprechenden Körperregion, welche aus einem vordern Abschnitt und drei darauf folgenden Segmenten besteht, die dem Kopf und den drei vordersten Rumpfsegmenten (den Segmenten der Brust) der Antennaten verglichen werden können. Doch müssten für einen solchen Vergleich durch eine erneute, äusserst wünschenswerthe Untersuchung des Baues und der Entwickelung der Solpugiden festere Grundlagen geschaffen werden.

Am weitesten entfernen sich offenbar von der Stammform der Arachnoiden die Milben mit ihrer hochgradig concentrirten Organisation, während die übrigen Abtheilungen in verschiedener Weise eine vermittelnde

Stellung einnehmen und als Paradigmata für eine fortschreitende Concentration des Organismus verwerthet werden können.

Was die Linguatuliden anbetrifft, so ist ihre Zugehörigkeit zu den Arachnoiden durchaus nicht erwiesen. Wir sind sogar nicht einmal im Stande, den strikten Nachweis zu führen, dass sie Arthropoden sind. Es ist allerdings ganz gut möglich, dass die Linguatuliden durch weitgehenden Parasitismus stark modificirte milbenähnliche Thiere sind, aber sie könnten ebensogut auch parasitisch degenerirte Abkömmlinge anderer Arthropoden sein. Es fehlen uns bestimmte Anhaltspunkte, um den Mangel des Respirations- und Blutgefässsystems zu beurtheilen, d. h. um zu entscheiden, ob dieser Mangel ein ursprünglicher oder ein etwa durch Parasitismus secundär eingetretener ist. Das Vorhandensein von 2 Hakenpaaren genügt nicht einmal für die Feststellung der Arthropoden-, geschweige denn der Arachnoidennatur der Linguatuliden, und auch die Entwickelungsgeschichte lässt uns im Stich. Die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung am Hinterende des Körpers ist eine für Arachnoiden ganz ungewöhnliche. Am Darmkanal fehlen die sonst verbreiteten Mitteldarmdivertikel. Die Reduktion des Centralnervensystems auf einen Schlundring mit mehreren Schlundganglien hängt zwar wahrscheinlich mit der durch parasitische Lebensweise bedingten Verkümmerung von Sinnesorganen, Extremitäten (?) u. s. w. zusammen, aber sie spricht doch auch nicht dafür, dass es gerade Arachnoiden und nicht andere Thiere waren, von denen die mit einem solchen Nervensystem ausgestatteten Linguatuliden abstammen. Es bleibt schliesslich nur die Beschaffenheit des mit Eifollikeln besetzten Ovarialschlauches, welche speciell an die bei Arachnoiden bestehenden Verhältnisse erinnert. Ueber den Werth dieser Uebereinstimmung kann man verschiedener Meinung sein.

Die Frage nach der systematischen Stellung der Arachnoidenklasse im Arthropodensystem wird gerade jetzt eifrig diskutirt. Zwei verschiedene Auffassungen halten sich die Wage. Nach der einen wären die Arachnoiden mit den Xiphosuren und fossilen Gigantostraken nahe verwandt und bildeten mit diesen zusammen neben den Crustaceen und Antennaten ein drittes Subphylum des Arthropodenstammes. Nach der andern Ansicht wären die Arachnoiden mit den Antennaten stammverwandt und würden zusammen mit diesen und den Protracheaten ein Subphylum, dasjenige der Tracheaten, bilden. Wir schliessen uns vor der Hand dieser letzteren Auffassung an und betrachten die Arachnoiden als Tracheaten ohne Antennen, bei denen das erste postorale, den Mandibeln der Antennaten homologe Gliedmaassenpaar sich nach vorn verschoben hat, so dass es bei allen Arachnoiden im erwachsenen Zustande vor dem Munde inserirt. Der Cephalothorax der Arachnoiden würde dann dem verschmolzenen Kopf + Thorax (3 vordere Rumpfsegmente) der Antennaten entsprechen, und es würde in der Gliederung der Kopfbrust der Solpugiden vielleicht ein ursprüngliches Verhalten zu erkennen sein. Sollte sich diese Prämisse als richtig erweisen, so würde wohl kaum irgend ein anderes Organsystem einem Vergleiche mit dem entsprechenden Organsystem der Antennaten grosse Schwierigkeiten entgegenstellen. Bei der Beurtheilung der systematischen Stellung der Arachnoiden fallen zu Gunsten ihrer Verwandtschaft mit den Antennaten schwer ins Gewicht die beiden vereinigten Thatsachen, dass die Arachnoiden MALPIGHI'sche Gefässe und dass sie Tracheen besitzen, die sowohl den Crustaceen als den Xiphosuren fehlen.

Bei den Antennaten sind die Mandibeln und die beiden darauf folgenden Gliedmaassenpaare des Kopfes nicht oder sehr wenig extremitätenähnlich, sie sind zu Mundwerkzeugen umgewandelt. Bei den Arachnoiden haben die ihnen wahrscheinlich entsprechenden Anhänge (die Cheliceren, die Pedipalpen und das erste Beinpaar) viel mehr den Charakter gestreckter, gegliederter Extremitäten bewahrt. Da nun für die Entstehung gestreckter, vielgliedriger Extremitäten aus verkürzten und specialisirten, zum Kauen, Saugen etc. eingerichteten Mundwerkzeugen vergleichend-anatomisch und ontogenetisch gar keine Belege gefunden werden können, dagegen sehr zahlreiche Belege für das Gegentheil, so müssen wir annehmen, dass die Stammform der Arachnoiden sich von der Stammform der Antennaten schon sehr frühzeitig, zu einer Zeit abgezweigt hat, als die unmittelbar hinter dem Munde liegenden Gliedmaassen noch nicht zu specifischen Mundwerkzeugen umgestaltet waren. Die Arachnoidea (Chelicerota) einerseits, die Antennata anderseits würden also zwei frühzeitig divergirende Zweige des Tracheatenstammes darstellen, während die Protracheaten zwar nicht an die Wurzel dieses Stammes gestellt werden können, aber in sehr vielen Organisationsverhältnissen ursprüngliche Verhältnisse viel getreuer beibehalten haben, als die Arachnoiden und Antennaten, also gewissermaassen einen Wurzelspross darstellen.

Was nun die Verwandtschaft der Arachnoiden und speciell der Scorpioniden mit Xiphosuren und Gigantostraken anbetrifft, so möchte ich mich vor der Hand skeptisch verhalten, obschon es sich durchaus nicht leugnen lässt, dass die Gliedmaassen des Cephalothorax der Arachnoiden eine auffallende Uebereinstimmung mit denen der Xiphosuren und Gigantostraken zeigen, eine viel grössere als mit den entsprechenden Gliedmaassen der Antennaten. Auch im Fehlen von den Antennen vergleichbaren praeoralen Gliedmaassen zeigt sich eine nicht zu unterschätzende Uebereinstimmung. Möglicherweise handelt es sich hier aber nur um Convergenzerscheinungen. Was die Uebereinstimmung in der übrigen Organisation anbetrifft, so scheint uns dieselbe, wenn wir von den allen Arthropoden gemeinsamen Charakteren absehen, nicht so gross zu sein, dass man daraufhin auf eine engere Verwandtschaft zu schliessen berechtigt wäre. Wenn das Vorkommen von rudimentären Abdominalgliedmaassen zu der Annahme nöthigt, dass die Vorfahren der Arachnoiden Abdominalgliedmaassen besessen haben, so gilt dasselbe auch für die Hexapoden. Die Myriapoden besitzen ja noch Gliedmaassen an sämmtlichen Rumpfsegmenten.

Der Vergleich der Fächertracheen mit den buchförmigen Kiemen der Xiphosuren erscheint überaus gesucht gegenüber der Zurückführung derselben auf Büscheltracheen. Die Annahme, dass die Röhrentracheen bei den Arachnoiden unabhängig von denjenigen der Protracheaten und Antennaten entstanden seien, könnte man nur als Nothbehelf gelten lassen. MALPIGHI'sche Gefässe fehlen den Xiphosuren. Die Geschlechtsorgane können bei den Antennaten, wie wir von den Myriapoden her wissen, in sehr verschiedenen Körperregionen ausmünden und es dürfte deshalb der annähernd übereinstimmenden Lage der Geschlechtsöffnungen bei Arachnoiden und Xiphosuren kein zu grosses Gewicht beigelegt werden dürfen. Das Vorhandensein von Coxaldrüsen, die bei Arachnoiden und Xiphosuren am 3. Beinpaar ausmünden, ist ebenfalls nicht geeignet, die Frage zu entscheiden, da einerseits Coxaldrüsen bei Arachnoiden auch an andern Beinpaaren vorkommen können und anderseits Coxaldrüsen bei Protracheaten und Antennaten (vornehmlich Myriapoden) sehr verbreitet und,

wahrscheinlich sogar ursprünglich allen Beinpaaren zukamen, wie dies bei den Protracheaten noch der Fall ist.

Immerhin können fortgesetzte Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Arachnoiden und Xiphosuren nur fruchtbringend sein und zur Klärung des durchaus noch nicht gelösten Problems der Verwandtschaftsverhältnisse beider Gruppen viel beitragen.

Für nahe Verwandte der Arachnoiden werden vielfach auch die Pantopoden (Pycnogoniden) gehalten, eine Ansicht, zu der man ursprünglich in Folge der allerdings oft sehr grossen habituellen Aehnlichkeit beider Gruppen gelangte. Man ist jedoch in neuerer Zeit von dieser Ansicht zurückgekommen, da eine Vergleichung der Gesammtorganisation auf zu grosse Schwierigkeiten stösst. (Vergl. das pag. 438 Gesagte!)

Uebersicht der wichtigsten Litteratur.

Anatomie.

Ph. Bertkau. *Ueber den Generationsapparat der Araneiden. Archiv f. Naturgesch.* 41. *Jahrg.*

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Sinnesorgane der Spinnen. Arch f. mikr. Anatomie. 27. *Bd.*

Derselbe. Ueber die Respirationsorgane der Araneen. Arch. f. Naturg. 38. *Bd.* 1872.

Derselbe. Ueber das Cribellum und Calamistrum. Ein Beitrag zur Histiologie, Biologie und Systematik der Spinnen. Archiv für Naturgeschichte. 48. *Jahrg.* 1882.

Derselbe. Ueber den Bau und die Funktion der sogen. Leber bei den Spinnen. Arch. f. mikr. Anat. 23. *Bd.* 1884.

Derselbe. Ueber den Verdauungsapparat der Spinnen. Arch. f. mikr. Anatomie. 24. *Bd,* 1885.

Edouard Claparède. *Études sur la circulation du sang chez les Aranées du genre Lycose. Mémoires Soc. Physique et d'Histoire natur. Genève.* 17. *Bd.* 1863.

Derselbe. Studien an Acariden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 18. *Bd.* 1867/68.

G. Cuvier. *Le Règne animal. Nouv. Edition. Paris* 1849. *Insectes, Arachnides, Crustacées von Audouin, Blanchard etc.*

L. Dufour. *Histoire anatomique et physiologique des Scorpions. Mém. Acad. Scienc. Savants étrangers. XIV.* 1856.

Derselbe. Anatomie, Physiologie et Histoire naturelle des Galéodes. Mémoires de l'Acad. d. Sciences. Paris. Savants étrangers. XVII. 1858.

Hugo Eisig. *Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Berlin* 1887. (*Enthält Betrachtungen über die morphologische Bedeutung der Coxaldrüsen, Spinndrüsen u. s. w. der Arachnoiden.*)

Batt. Grassi. *I Progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. V. Intorno ad un nuovo aracnide artrogastro. Boll. Società entomol. italiana. XVIII.* 1886.

Hermann Henking. *Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von Trombidium fuliginosum. Zeitschr. für wiss. Zool.* 37. *Bd.* 1882.

W. E. Hoyle. *On a new Species of Pentastomum (P. protelis), from the Mesentery of Proteles cristatus. Transact. Roy. Society Edinburgh. vol.* 32. 1883.

G. Joseph. *Cyphophthalmus duricarius. Berliner Entom. Zeitschr.* 1868.

E. Ray Lankester. *Limulus an Arachnid. Quart. Journ. Microsc. Science. N. S. vol.* 21. 1881.

E. Ray Lankester *and* **A. G. Bourne.** *The minute structure of the lateral and of the central eyes of Scorpio and of Limulus. Quart. Journ. Microsc. Science. N. S. vol.* 23. 1883.

Rud. Leuckart. *Ueber den Bau und die Bedeutung der sog. Lungen bei den Arachniden. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1. *Bd.* 1849.

Derselbe. *Bau und Entwickelungsgeschichte der Pentastomen. Leipzig u. Heidelberg.* 1860.

J. Mac Leod. *La structure des trachées et la circulation péritrachéenne. Bruxelles* 1880.

Derselbe. *Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Arch. Biolog. Tome V.* 1884.

A. Menge. *Die Scheerenspinnen. Schriften der naturf. Gesellsch. zu Danzig.* 1855.

Albert D. Michael. *British Oribatidae. Ray Society. London* 1884.

Nalepa. *Die Anatomie der Tyroglyphen. I. Abth. Sitzber. math.-naturwiss. Classe. Akademie Wissensch. Wien.* 90. *Bd.* 1885. *II. Abth. ibid.* 92. *Bd. I. Abth.* 1886.

Newport. *On the structure, relations and development of the nervous and circulatory systems in Myriapoda and macrourous Arachnida. Philos. Transact. I.* 1843.

R. Rössler. *Beiträge zur Anatomie der Phalangiden. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 36. *Bd.* 1882.

Robert von Schaub. *Ueber die Anatomie von Hydrodoma. Ein Beitrag zur Kenntniss der Hydrachniden. Sitzber. Akad. Wiss. Wien. math.-naturw. Classe.* 97. *Bd.* 1888.

Wladimir Schimkewitsch. *Etude sur l'anatomie de l'Épeire. Annales Scienc. natur.* 6°. *tome* 17. 1884.

Anton Stecker. *Anatomisches und Histiologisches über Gibbocellum, eine neue Arachnide. Arch. f. Naturgesch.* 42. *Jahrg.* 1876.

Alfred Tulk. *Upon the anatomy of Phalangium Opilio. Ann. Magaz. Nat. Hist. vol. XII.* 1843.

Bernh. Weissenborn. *Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch.* 20. *Bd. N. F.* 13. 1885 (*mit Litteraturverzeichniss*).

Willibald Winkler. *Das Herz der Acarinen nebst vergleichenden Bemerkungen über das Herz der Phalangiden und Chernetiden. Arb. Zool. Inst. Univers. Wien.* 7. *Bd.* 1886.

Derselbe. *Anatomie der Gamasiden. Arbeit. Zool. Inst. Universität Wien.* 7. *Bd.* 1888.

Weitere Autoren: De Graaf, Loman, Krohn, Henking, Horn, Dahl, Mac Leod, Ehlers, Karpelles, Stecker, Oeffinger, Croneberg, Pelseneer, Bertkau, Lohmann, Kramer, Haller, Menge, Parker, Pagenstecher, O. P. Cambridge, Ray Lankester, Gulland, Meckel, Plateau, Abendroth, P. J. van Beneden, Blanchard, Brandt, Gervais, Mégrin, Grube, J. van der Hoeven (*über Phrynus*), Leydig, Nicolet Lucas, Kittary, Dugès, Treviranus, Hutton, Hasselt, Koch, Blanc.

Ueber Milben zahlreiche Schriften von Kramer *und* Haller.

Ontogenie.

F. M. Balfour. *Notes on the development of the Araneina. Quart. Journ. Micr. Science. vol.* 20. 1880.

Edouard Claparède. *Recherches sur l'évolution des araignées. Natuurk. Verhandl. Provinciaal Utrechtsch genootschap van Kunsten en Wetensch. Deel I. Utrecht* 1862.

William Locy. *Observations on the development of Agelena naevia. Bullet. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge. vol. XII.* 1886.

El. Metschnikoff. *Embryologie des Scorpions. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 21. *Bd.* 1870.

Derselbe. *Entwicklungsgeschichte von Chelifer. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.* 21. *Bd.* 1870.

W. Schimkewitsch. *Etude sur le développement des Araignées. Arch. Biol. Tome* 6. 1887.

Weitere Autoren: Rathke, Balbiani, Barrois, Herold, Ludwig, P. J. van Beneden, Claparède, Henking, Kowalevsky *und* Schulgin, Morin.

Anhang zum Stamme der Arthropoden.

Die Tardigraden oder Bärthierchen.

Der Körper dieser kleinen, die Länge von 1 mm nicht übersteigenden Thierchen ist cylindrisch oder länglich-oval, äusserlich ungegliedert und trägt 4 Paar kurze, mit Krallen versehene, vom Körper nicht gegliedert abgesetzte, stummelförmige Anhänge. Das letzte Paar dieser Anhänge liegt am hintern Körperende. Das vorderste Leibesende ist entweder rüsselartig verschmälert oder kopfartig abgesetzt. Den Körper überzieht eine wahrscheinlich chitinige Cuticula, welche von

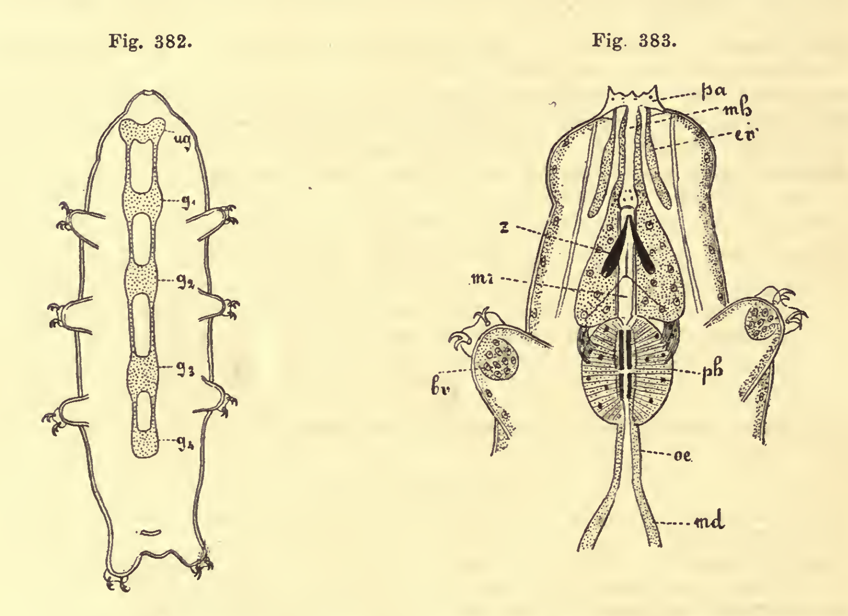


Fig. 382. **Macrobiotus Hufelandii.** Umrisse des Körpers und Bauchmarks. Das obere Schlundganglion ist nicht dargestellt. *ug* Unteres Schlundganglion, g_1, g_2, g_3, g_4 die 4 darauf folgenden Ganglien. (Nach Plate.)

Fig. 383. **Kopf von Doyeria simplex**, von der Bauchseite. Das Nervensystem nicht gezeichnet. *pa* Mundpapille, *mh* Mundhöhle, *ev* Hypodermisverdickungen (Drüsen?) in der Nähe des Mundes, *z* Zähne, *mr* Mundröhre, *ph* Pharynx, *oe* Oesophagus, *md* Mittel- oder Magendarm, *bv* Hypodermisverdickung (Beindrüse?, Coxaldrüse?) in den Füssen. (Nach Plate.)

Zeit zu Zeit abgeworfen wird (Häutung). Der Mund liegt am Vorderende, der After am Hinterende des Körpers. An dem die Leibeshöhle durchziehenden gestreckten Darmkanal lassen sich die bekannten 3 Regionen: Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm (Rectum) unterscheiden. Die von Papillen, in einzelnen Fällen auch von Borsten umstellte Mundöffnung führt in eine Mundhöhle, in welche die spitzen, bisweilen verkalkten Enden von 2 Zähnen hineinragen. In die Mund-

höhle münden zwei birn- oder schlauchförmige Drüsen (Speicheldrüsen? Giftdrüsen?). Auf die Mundhöhle folgt eine meist enge Mundröhre, die an ihrem hinteren Ende zu einem musculösen, kugeligen oder eiförmigen Schlundkopf (Pharynx) anschwillt. Zwischen Mitteldarm (Magen) und Schlundkopf ist ein Oesophagus eingeschaltet. In das Rectum münden 2 Blindschläuche, die wohl den MALPIGHI'schen Gefässen der Tracheaten entsprechen.

Die Geschlechter sind getrennt; die Keimdrüsen unpaar, sackförmig. Sie münden in beiden Geschlechtern in den Enddarm, der dadurch zu einer Kloake wird. Mit der Geschlechtsdrüse zusammen mündet beim Männchen und Weibchen eine sackförmige accessorische Drüse in die Kloake. Besondere Circulations- und Respirationsorgane fehlen. Das Nervensystem besteht aus einem Gehirn, einem mit dem Gehirn durch zwei Schlundcommissuren in Verbindung stehenden untern Schlundganglion und 4 weitern Bauchganglien, die durch weit auseinander liegende Längscommissuren verbunden sind. Es finden sich am Kopf zwei Augenflecke, die auf zwei mit dem Gehirn durch Nerven in Verbindung stehenden kleinen Ganglien liegen. Die Musculatur ist reich entwickelt. Unter der Haut verlaufen dorsal, ventral und seitlich verschiedene Längsmuskeln. Eine besondere Musculatur dient zur Bewegung der Beine. Alle Muskeln sind glatt.

Die systematische Stellung der Tardigraden ist unsicher. Die vereinigten drei Umstände, dass sie MALPIGHI'schen Gefässen vergleichbare Anhangsorgane des Enddarmes, schlauchförmige Munddrüsen und mit Krallen versehene Stummelfüsse besitzen, machen es nicht unwahrscheinlich, dass sie zu den Arthropoden und speciell zu den Tracheaten gehören. Das Fehlen von Mundgliedmaassen, der Bau des Nervensystems und die Art der Ausmündung der Geschlechtsorgane stehen dem sonst nahe liegenden Vergleich der Tardigraden mit Milben im Wege. Mag man auch der Ansicht beipflichten, dass sie mit den Tracheaten oder mit den Vorfahren der Tracheaten in irgend einem Verwandtschaftsverhältniss stehen, so darf man doch jedenfalls nicht annehmen, dass sie irgendwie ursprüngliche Verhältnisse darbieten. Der Mangel eines Blutgefässsystems, die unpaaren Keimdrüsen, der reducirte und verkürzte Zustand des ganzen Körpers, das Fehlen von Nephridien und das Fehlen von Coxaldrüsen (?) lassen vielmehr die Tardigraden als einen ganz einseitig entwickelten Seitenzweig erscheinen.

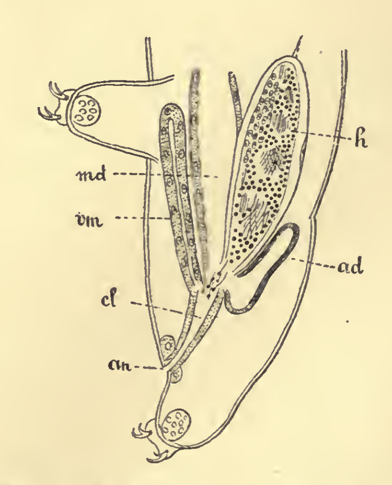


Fig. 384. **Hinterer Körpertheil von Macrobiotus Hufelandii ♂**, von der Seite. *h* Hode, *ad* accessorische Drüse des männlichen Geschlechtsapparates, *cl* Kloake, *an* After, *vm* Exkretionsschlauch (MALPIGHI'sches Gefäss), *md* Mitteldarm. (Nach PLATE.)

Die meisten Bärthierchen leben zwischen Moos und Flechten, einzelne wenige im süssen oder im salzigen Wasser. Sie vermögen lange Zeit eingetrocknet in einem scheintodten Zustand zu verharren und bei Befeuchtung wieder aufzuleben. Echiniscus, Macrobiotus, Milnesium, Doyeria.

Litteratur.

Ludwig H. Plate. *Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden. Zool. Jahrbücher von Spengel, Abth. für Anatomie und Ontogenie. 3. Bd.* 1888. — *In dieser Abhandlung findet sich eine Uebersicht der Litteratur bis* 1888.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 594

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

ZUM GEBRAUCHE BEI VERGLEICHEND ANATOMISCHEN

UND ZOOLOGISCHEN VORLESUNGEN

VON

DR. ARNOLD LANG,

Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der Universität und am eidgenössischen Polytechnikum in Zürich.

DRITTE ABTHEILUNG.

MIT 219 ABBILDUNGEN.

(MOLLUSCA.)

JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1892.

☞ Die vierte Lieferung, welche die Schlussabtheilung der wirbellosen Thiere enthalten wird, erscheint Anfang des Jahres 1893.

VII. KAPITEL.

VI. Kreis oder Stamm des Thierreiches.

Mollusca. Weichthiere.

Von Haus aus bilateral symmetrische Thiere mit ungegliedertem Körper. Die Bauchwand ist musculös verdickt und bildet den zur Locomotion dienenden Fuss, der die verschiedensten Formen annehmen kann. Eine Duplicatur der Leibeswand bildet eine am Körper herunterhängende Ringfalte, den Mantel, welcher die Mantelhöhle bedeckt. Die Mantelhöhle ist ursprünglich hinten am tiefsten und geräumigsten und beherbergt hier zu Seiten des medianen Afters symmetrisch gruppirt die beiden Kiemen, die beiden Nierenöffnungen und die Geschlechtsöffnungen. Der meist zu einem Eingeweidesack auswachsende Rücken ist bis zum Mantelrande von einer schützenden Schale bedeckt. Der Mund liegt am Vorderende des Körpers und führt in den meist mit Kiefern und einer Reibplatte (Radula) bewaffneten Pharynx. Mitteldarm mit einer voluminösen Verdauungsdrüse (Leber). Secundäre (eigenwandige) Leibeshöhle reducirt, jedoch immer als Pericard erhalten. Blutgefässsystem offen, meist grossentheils lacunär. Herz dorsal, ursprünglich mit zwei symmetrischen Vorhöfen, arteriell. Nephridien ursprünglich paarig, stehen mit dem Pericard in offener Communication. Das Centralnervensystem besteht aus den paarigen Cerebral-, Pleural-, Pedal- und Visceralganglien. Getrenntgeschlechtliche oder hermaphroditische Thiere. Gonade meist unpaar mit paarigen oder unpaaren Leitungswegen. In der Entwickelung entsteht aus der Gastrula eine modifizirte Trochophora, die für die Mollusken charakteristische Veligerlarve.

Diese kurze und allgemeine Charakteristik des Molluskenkörpers müsste für jede einzelne Klasse modifizirt werden. In jeder Klasse giebt es Formenreihen, die in diesem oder jenem wichtigen Punkte der Organisation oder in mehreren Punkten zugleich abweichen. Die Schale kann verloren gehen, ebenso der Mantel. Von den beiden Kiemen kann die eine und schliesslich auch die andere verschwinden. Neue, morphologisch

differente Kiemen oder Luftathmungsorgane können auftreten. Der Eingeweidesack kann verstreichen, der Fuss rudimentär werden und ganz verschwinden. Die Mundbewaffnung kann fehlen. Der Complex der Mantelorgane kann sich nach vorn verlagern und eine weitgehende Asymmetrie fast sämmtlicher Organe hervorrufen etc. Aber nie verwischen sich alle Molluskencharaktere derart, dass nicht die Zugehörigkeit einer Thierart zu den Mollusken in doppelter Weise nachgewiesen werden könnte, 1) vergleichend-anatomisch und systematisch durch Uebergangsreihen, die zum wohlausgeprägten Molluskentypus führen, 2) ontogenetisch.

Die Mollusken werden in folgende 5 Klassen eingetheilt: 1) Amphineura, 2) Gasteropoda, 3) Scaphopoda, 4) Lamellibranchia, 5) Cephalopoda.

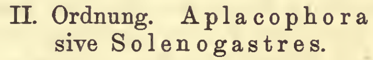
Systematische Uebersicht.

I. Klasse. **Amphineura.**

Bilateral-symmetrische Mollusken. Das Nervensystem weist zwei seitliche und zwei ventrale durch zahlreiche Commissuren verbundene, in ganzer Ausdehnung mit Ganglienzellen besetzte Nervenstränge auf, welche vorn in das Cerebralganglion einmünden. Spezielle Sinnesorgane reducirt. Meeresbewohner.

I. Ordnung. Placophora sive Chitonidae.

Auf der Rückenseite 8 hintereinander liegende, dachziegelförmig übereinander greifende Schalenstücke. Gesonderte Schnauze. Zahlreiche Kiemen jederseits in einer Längsreihe in der Furche zwischen Fuss und Mantelzone. Fuss (mit Ausnahme von Chitonellus) stark entwickelt, mit grosser flacher Kriech- oder Haftsohle. Paarige Geschlechtsgänge und paarige Nephridien. Getrenntgeschlechtlich. Herz mit 2 Vorhöfen. Radula (3+1), (2+1), (1+1+1), (1+2), (1+3). Chiton (Fig. 385), Chitonellus.



II. Ordnung. Aplacophora sive Solenogastres.

Körper annähernd cylindrisch, meist wurmförmig. Keine Schalen. Der stark verdickten Cuticula sind Kalknadeln eingebettet. Fuss rudimentär, Mantelhöhle reducirt auf eine Furche zu beiden Seiten des rudimentären, leistenförmigen Fusses und auf eine Höhle (Kloake) am hinteren Körperende, in welche Darm und Nephridien münden, und in welcher die rudimentären Kiemen

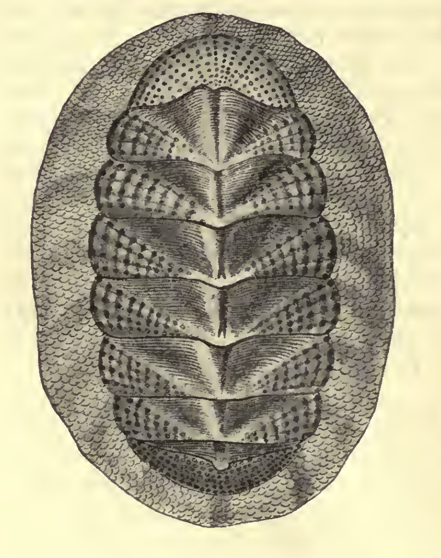


Fig. 385. **Chiton, Habitusbild, nach** PRÊTRE (in: Voyage de l'Astrolabe).

liegen, wenn solche vorhanden sind. Als Ausführungsgänge der Geschlechtsproducte fungiren die Nephridien.

1. Familie. Neomeniidae.

Fuss eine Längsleiste, die sich im Grunde einer medio-ventralen Längsfurche erhebt. Hermaphroditen. Proneomenia (Fig. 386), Neomenia, Lepidomenia, Dondersia.

2. Familie. Chaetodermidae.

Fuss und Fussfurche gänzlich verkümmert, Geschlechter getrennt. Chaetoderma.

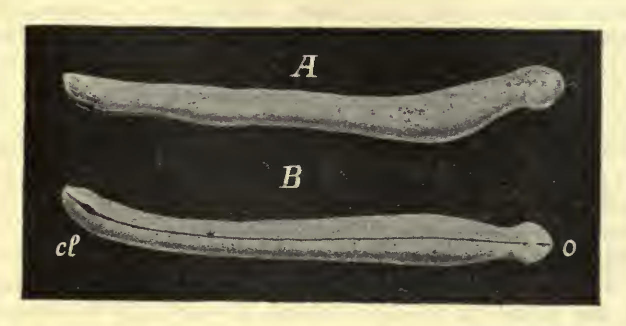


Fig. 386. Proneomenia Sluiteri, Original, $^2/_3$ Grösse. *A* von der rechten Seite, *B* von unten. *o* Mund, *cl* Kloake.

II. Klasse. Gasteropoda (Cephalophora). Schnecken.

Körper asymmetrisch. Tentakel- und augentragender Kopf vom Körper meist gesondert. Fuss wohl entwickelt, meist mit flacher Kriechsohle. Der bruchsackartig hervortretende, grosse Eingeweidesack kann in allen Gruppen secundär wieder verstreichen. Er ist von einer aus einem einzigen Stück bestehenden Schale (Gehäuse) bedeckt, in welche sich das Thier zurückziehen kann. Doch kommt — meist im Zusammenhang mit dem Verstreichen des Eingeweidesackes — in allen Abtheilungen (doch bei den Prosobranchien nur ganz ausnahmsweise) Rudimentation der Schale vor, die zum völligen Schwunde derselben führen kann.

Mantelcomplex auf der rechten (selten linken) Seite oder dieser entlang ganz nach vorn verschoben. Eingeweidesack und Schale spiralig aufgewunden.

Die Asymmetrie prägt sich überall, mit alleiniger Ausnahme der niedersten Prosobranchier, in dem Schwunde der einen Kieme, der einen Niere, des einen Vorhofes des Herzens aus.

Radula immer vorhanden.

I. Ordnung. Prosobranchia. Vorderkiemer.

Die Pleurovisceralconnective gekreuzt. Mantelcomplex an die Vorderseite des Eingeweidesackes verlagert. Bei den meisten Formen nur eine Kieme, diese vor dem Herzen, und am Herzen der Vorhof vor der Kammer. Getrenntgeschlechtliche Thiere, die vorwiegend im Meere leben. Fuss meist mit Deckel zum Verschluss der Schale. Eine Schale fehlt nur bei Titiscania (einer Neritaceengattung).

1. Unterordnung. Diotocardia.

Herz mit 2 Vorhöfen (excl. Docoglossa). 2 Nieren. Anstatt der Pedalganglien der übrigen Gasteropoden 2 durch zahlreiche Quercommissuren verbundene gangliöse Längsnervenstränge im Fuss. Kiemen zweizeilig gefiedert, mit der Spitze frei vorragend. Epipodium wohl entwickelt: ein Kranz von zahlreichen oder weniger zahlreichen Tentakeln um die Fussbasis. Kein Rüssel, kein Penis, kein Sipho.

a) Zeugobranchia (Rhipidoglossa, Aspidobranchia). 2 Kiemen, beide Vorhöfe gut ausgebildet. Herz vom Rectum durchbohrt. Schale mit marginalem Schalenschlitz, oder mit apicalem Loch oder von einer Reihe von Löchern durchbohrt. Meist ohne Deckel. Marine Formen. Fam. Haliotidae, Radula ∞ 1. (5. 1. 5.) 1. ∞, Fissurellidae (Fissurella, Rad. ∞ 1. (4. 1. 4.) 1. ∞, mit secundär-symmetrischer Schale, Emarginula, Scutum = Parmophorus), Pleurotomaridae (Pleurotomaria, Scissurella, Polytremaria), Bellerophontidae (ausschliesslich fossil).

b) Azygobranchia. Eine Kieme, die linke der Zeugobranchier. Rechter Vorhof blind geschlossen. Herz vom Rectum durchbohrt. Fam. Turbonidae, Rad. ∞ 0. (5. 1. 5.) 0. ∞, Trochidae (Fig. 387), Stomatiidae, Neritopsidae, Rad. ∞ 1. (2. 0. 2.) 1. ∞, marin, Neritidae, Rad. ∞ 1. (3. 1. 3.) 1. ∞ (marin, können an der Küste in der Luft leben), Neritinae im süssen Wasser).

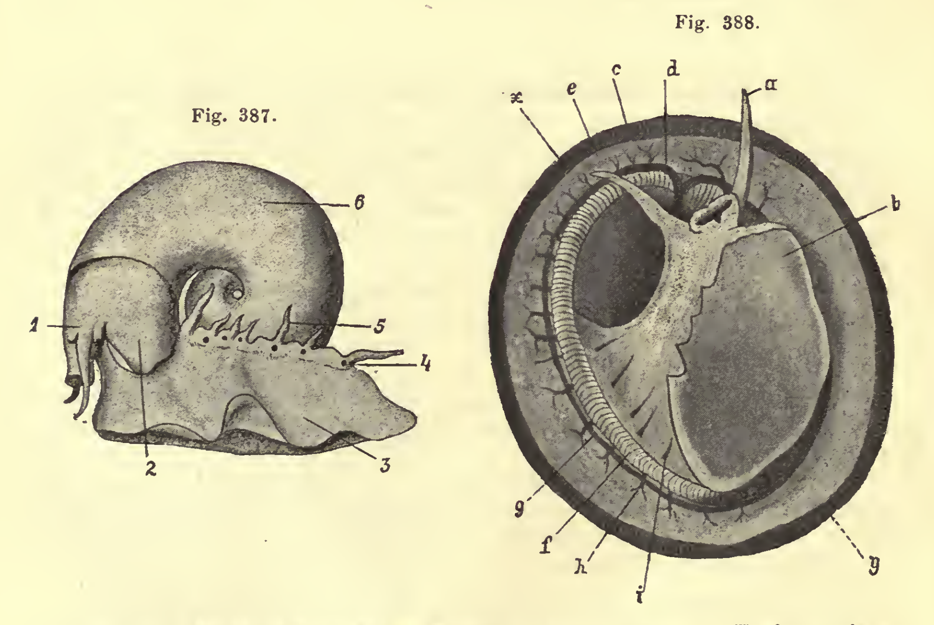


Fig. 387. **Margarita groenlandica** (**Trochide**), nach Pelseneer. 1 Kopf, 2 vorderer Epipodiallappen, 3 Fuss, 4 pigmentirte Höcker an der Basis der Epipodialtentakel 5, 6 Eingeweidesack.

Fig. 388. **Patella vulgata**, von der Unterseite, nach Lankester. *a* Tentakel, *d* abführendes Kiemengefäss, *c* freier Schalenrand, *e* freier Mantelrand, *x*—*y* Medianlinie, *g* abführendes Kiemengefäss, *f* Kiemenlamellen, *h* eines der zuführenden Gefässe, *i* Zwischenräume zwischen Schalenmuskel, *b* Fuss.

Die Hydrocoenidae, Rad. ∞1. (1. 1. 1.) 1. ∞, und Helicinidae, ∞1. (4. 1. 4.) 1. ∞, sind kiemenlos und besitzen eine derjenigen der Pulmonaten ähnliche Lunge. Die Helicinidae sind Landthiere.

c) Docoglossa. Herz mit einem Vorhof, nicht vom Rectum durchbohrt. Linke Niere auf die rechte Seite des Pericards gerückt. Eingeweidesack und Schale secundär-symmetrisch, letztere meist napfförmig. Operculum fehlt. Marin.

1. Linke ächte Kieme (Ctenidium) vorhanden. Acmaeidae, Rad. 1. 2. (1. 0. 1.) 2. 1, mit zahlreichen accessorischen Kiemen in der Mantelfurche: Scurria; ohne solche Kiemen: Acmaea (Tectura).
2. Aechte Kiemen (Ctenidien) fehlen ganz, accessorische Kiemen in der Mantelfurche in grosser Zahl vorhanden. Fam. Patellidae (Fig. 388), Rad. 3. 1. (2. 0. 2.) 1. 3.
3. Weder Ctenidien noch accessorische Kiemen vorhanden (Lepetidae), Rad. 2. 0. 1. 0. 2.

2. Unterordnung. Monotocardia (Pectinibranchia).

Herz mit einem Vorhof. Eine einzige ächte Kieme, welche einzeilig gefiedert ist und deren Spitze nicht frei vorragt (excl. Valvata). Pedalstränge bilden die seltene Ausnahme, Pedalganglien die Regel. Nur eine Niere. Sipho und Penis sind meist vorhanden. Epipodium schwach entwickelt oder fehlend. Sehr formenreiche Abtheilung vorwiegend mariner Schnecken.

a) Architaenioglossa. Pedalstränge. Bei Cypraea (und anderen Formen?) besteht noch ein Rudiment des rechten Vorhofes. Fam. Cypraeidae, Rad. 3. 1. 1. 1. 3, Paludinidae (Süsswasser), Cyclophoridae (Landbewohner, lungenathmend).

b) Taenioglossa. Typische Radula 2. 1. 1. 1. 2. Semiproboscidifera. Fam. Naticidae (Fig. 480), Lamellaridae. Rostrifera.

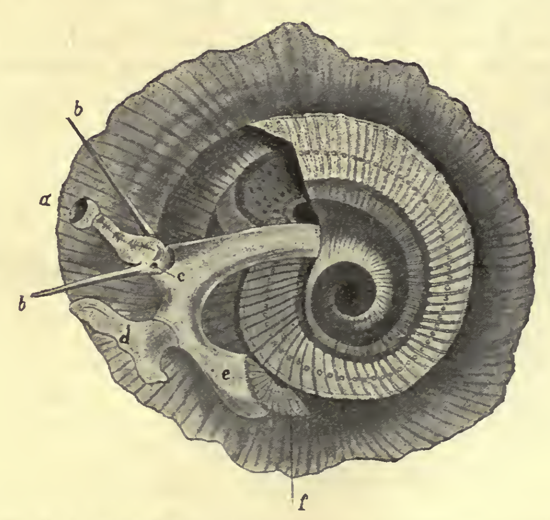


Fig. 389. **Phorus exutus**, nach LANKESTER. *a* Rüsselförmige Schnauze, *b* Tentakel, *c* Auge, *d* Fuss, *e* Metapodium mit Deckel *f*.

Fam. Valvatidae (Süsswasser), Ampullaridae (Süsswasser), Littorinidae, Cyclostomidae (Landbewohner), Planaxidae, Hydrobiidae (Süsswasser), Aciculidae (Landbewohner), Truncatellidae (z. Th. Landbewohner), Hipponycidae, Capulidae, Calyptraeidae, Pseudomelanidae, Melanidae, Cerithiidae, Vermetidae, Turritellidae, Xenophoridae (Fig. 389), Struthiolaridae, Chenopidae, Strombidae (Fig. 390).

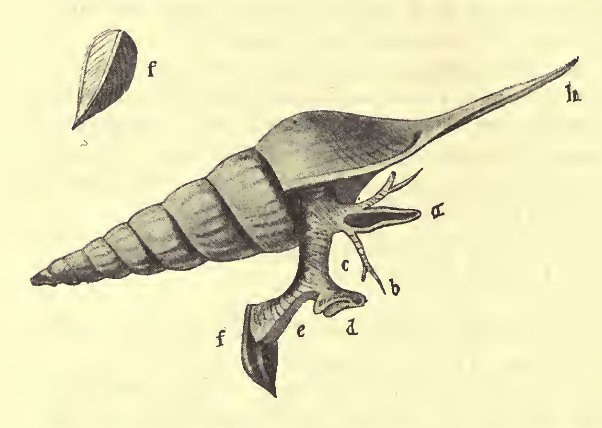


Fig. 390. **Rostellaria rectirostris**, nach OWEN. *a* Schnauze, *b* Tentakel, *c* gestielte Augen, *d* Fuss, *e* Metapodium mit Deckel *f*, *h* Schnabel (Sipho).

P r o b o s c i d i f e r a h o l o s t o m a t a. Fam. Scalaridae, Rad. n, 0, n, Solaridae, Rad. n, 0, n, Pyramidellidae, Rad. 0, Eulimidae, Rad. 0. P r o b o s c i d i f e r a s i p h o n o s t o m a t a. Fam. Colombellinidae, Tritoniidae, Cassidiidae (Fig. 391), Doliidae. I a n t h i n i d a e, Rad. n, 0, n. H e t e r o p o d a (pelagische Taenioglossa mit zu einer senkrechten Ruderflosse umgewandeltem Fusse). Fam. Atlantidae (Fig. 392), Pterotrachaeidae (Fig. 393).

c) S t e n o g l o s s a. Normale Rad. 1. 1. 1. R a c h i g l o s s s a. Fam. Turbinellidae, Fusidae, Mitridae, Buccinidae, Muricidae, Purpuridae, Haliadeae, Cancellariidae, Volutidae, Olividae, Marginellidae, Harpidae. T o x i g l o s s a. Fam. Pleurotomidae, Terebridae, Conidae.

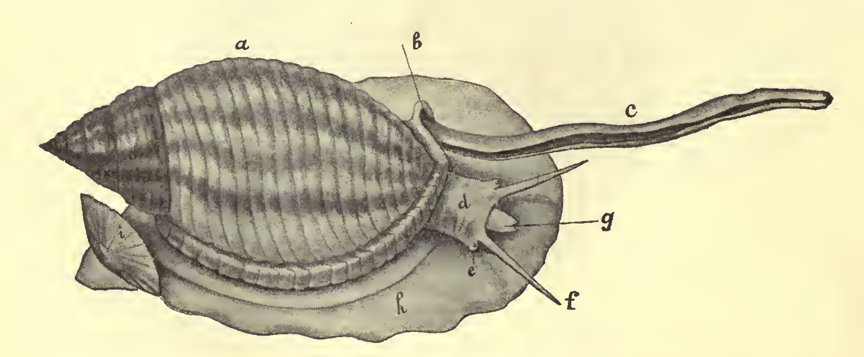


Fig. 391. **Cassis sulcosa**, nach POLI. *a* Schale, *b* Schnabel, *c* Sipho, *d* Kopf, *g* Rüssel, *e* Auge, *f* Tentakel, *h* Fuss, *i* Deckel.

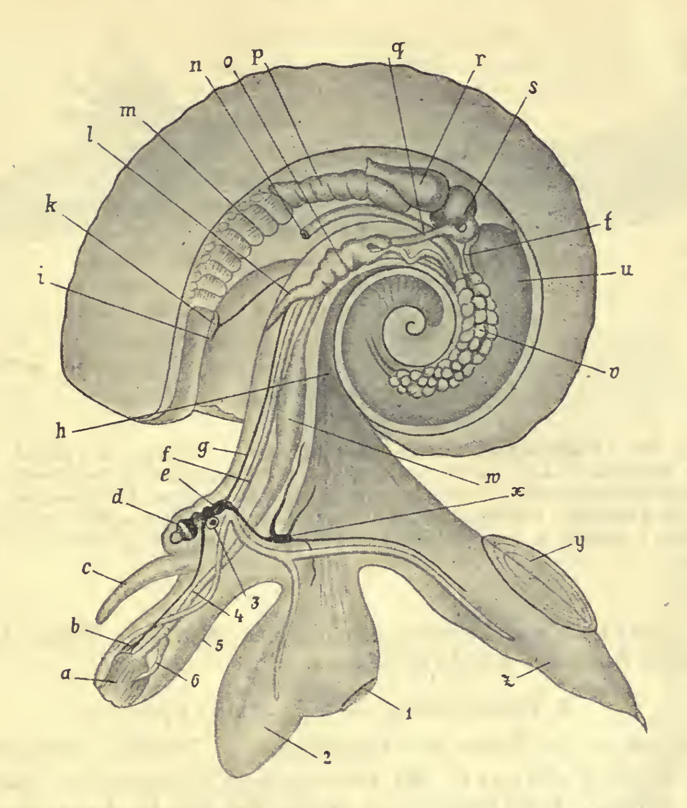


Fig. 392. **Atlanta Peronii**, nach GEGENBAUR. *a* Pharynx, *b* Buccalganglion, *c* Tentakel, *d* Auge, *e* Cerebralganglion, *f* Aorta cephalica, *g* Pleurovisceralconnectiv, *h* Spindelmuskel, *i*, *k* Osphradium, *l* Vagina, *m* Ctenidium, *n* Anus, *o* Uterus, *p* Nephridium, *q* Aorta cephalica, *r* Vorhof, *s* Herzkammer, *t* Aorta visceralis, *u* Verdauungsdrüse (Leber), *v* Ovarium, *w* Magen, *x* Pedalganglion, *y* Operculum, *z* Metapodium, 1 Saugnapf des Flossenfusses (= rudimentäre Kriechsohle), 2 Fuss, 3 Gehörorgan, 4 Oesophagus, 5 Schnauze, 6 Speicheldrüse.

II. Ordnung. Pulmonata. Lungenschnecken.

Pleurovisceralconnective ungekreuzt. Aus dem Mantelcomplex ist die Kieme geschwunden und durch eine Lunge, das heisst durch ein respiratorisches Gefässnetz an der Innenfläche des Mantels ersetzt. Pallealcomplex ursprünglich rechts vorn am Eingeweidesack. Mantelrand bis auf ein rechts liegendes Athemloch mit dem Integument des Nackens verwachsen. Bei Landpulmonaten ist das Verstreichen des Eingeweidesackes und die Rudimentation der Schale (Nacktschnecken) eine häufige Erscheinung. Das Operculum fehlt fast immer. Herz mit einem Vorhof, welcher fast immer vor der Kammer liegt. Hermaphroditen mit Zwitterdrüse und complicirtem ausführenden Apparate. Land- und Süsswasserschnecken.

1. Unterordnung. Basommatophora (Süsswasserpulmonaten).

Augen an der Basis der (nicht einstülpbaren) Augententakel. Geschlechtsöffnungen getrennt, rechts vorn, die männliche vor der weiblichen.

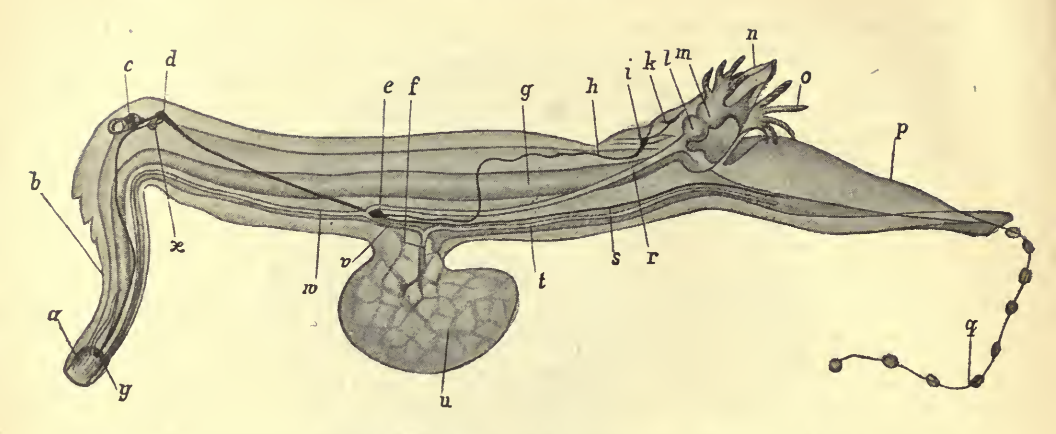


Fig. 393. **Pterotrachea (Firola) coronata,** nach LEUCKART. *a* Pharynx, *b* rüsselförmige Schnauze, *c* Auge, *d* Cerebralganglion, *e* Pedalganglion, *f* Pedalarterie, *g* Darm, *h* Pleurovisceralconnectiv, *i* Parietovisceralganglion, *k* Osphradium, *l* Herzkammer, *m* Vorhof, *n* After, *o* Ctenidium, *p* Metapodium, *q* Anhang, *r* Aorta cephalica, *s* Nerv zum Metapodium verlaufend, *t* Arterie, *u*, *v* gemeinsame Fussarterie, *w* Kopfarterie, *x* Gehörorgan, *y* Buccalganglion.

Fam. Limnaeidae (Limnaea, Amphipeplea [Fig. 394], Physa [Fig. 395], Planorbis, Ancylus), Auriculidae.

2. Unterordnung. Stylommatophora.

Augen an der Spitze der Augententakel. Tentakel einstülpbar.

a) Monogonopora. Mit einer einzigen rechtsseitigen Geschlechtsöffnung. Fam. Helicidae (Helix [Fig. 396 A], Arion [Fig. 396 D],

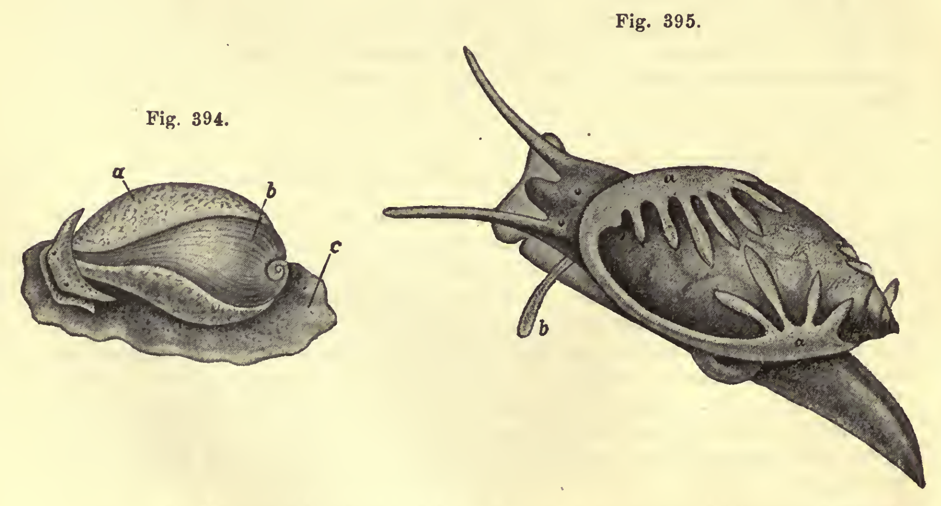


Fig. 394. **Amphipeplea leuconensis,** nach ADAMS. *a* Auf die Schale zurückgeschlagener Mantellappen, *b* unbedeckter Schalentheil, *c* Fuss.

Fig. 395. **Physa fontinalis,** nach L. REEVE. *a* Auf die Schale zurückgeschlagener Mantellappen, *b* ausgestülpter Penis.

Bulimus). Testacellidae (Daudebardia [Fig. 396 B], Testacella [Fig. 396 C]), Limacidae (Ariophanta, Limax, Vitrina, Zonites, Helicarion), Bulimulidae (Fig. 397), Pupidae (Buliminus, Pupa, Clausilia), Succineidae.

b) Digonopora. Nacktschnecken mit getrennter männlicher und weiblicher Geschlechtsöffnung. Die männliche vorn rechts, die weibliche rechts am hinteren Körperende. Pallealcomplex am hinteren Körperende, Lungenhöhle reducirt. Fam. Vaginulidae (Landbewohner), Oncidiidae (marine oder amphibische Formen; die Respiration geschieht theilweise durch respiratorische Rückenanhänge).

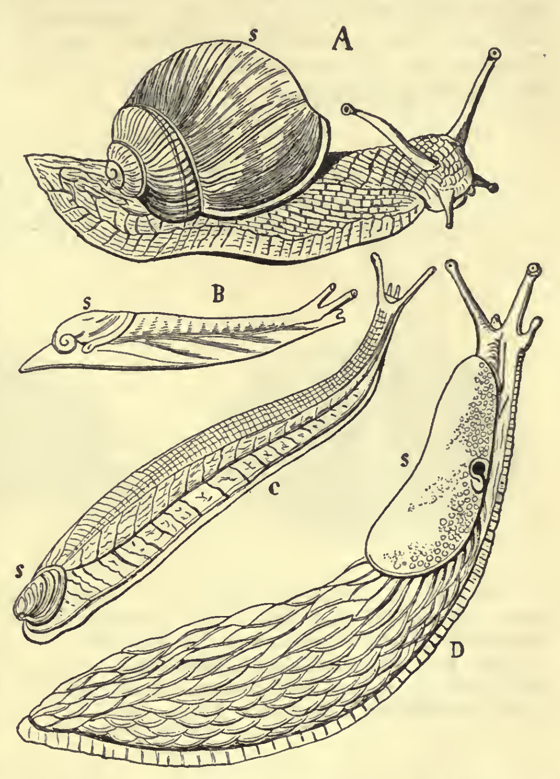


Fig. 396. *A* **Helix pomatia,** *B* **Daudebardia (Helicophanta) brevipes,** *C* **Testacella haliotidea,** *D* **Arion ater.** *s* Schale, in *D*: Schild, aus LANKESTER.

III. Ordnung.
Opisthobranchiata.
Hinterkiemer.

Pleurovisceralconnective ungekreuzt. Ein Vorhof des Herzens und dieser hinter der Kammer. Hermaphroditen. Schale vorhanden oder (häufiger) fehlend. Deckel fast immer fehlend. Athmen durch ächte Ctenidien, oder durch

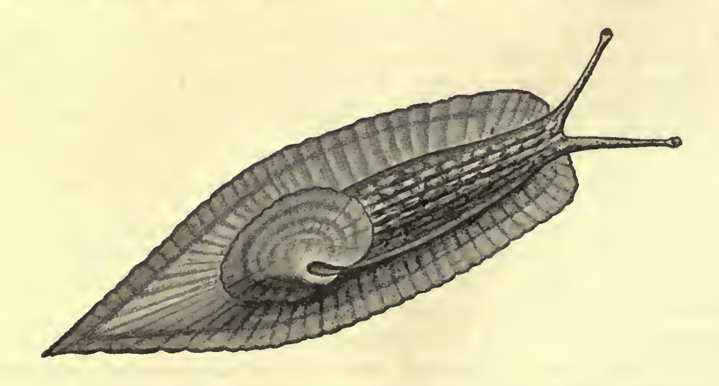


Fig. 397. **Peltella palliolum** (Bulimulide), nach FÉRUSSAC.

adaptive Kiemen, oder durch die Haut. Der Eingeweidesack sehr häufig verstrichen. Hermaphroditen mit Zwitterdrüse. Meeresbewohner.

1. Unterordnung. Tectibranchiata.

Pallealcomplex auf der rechten Körperseite von der auf dieser Seite entwickelten Mantelfalte mehr oder weniger bedeckt. Immer hat sich in der Mantelhöhle eine (die ursprünglich linke) ächte Kieme erhalten, welche vom Mantel oft nur sehr unvollständig bedeckt ist. Eingeweidesack mit Tendenz zum Verstreichen. Schale immer vorhanden, aber mit Tendenz zur Rudimentation. Meist mit Parapodien und die Schale bedeckenden Mantellappen.

I*. Reptantia.

a) Cephalaspidea. Mit Stirnscheibe. Fam. Actaeonidae (mit Deckel), Scaphandridae, Bullidae (Bulla, Acera), Gasteropteridae (Fig. 398), Philinidae, Doridiidae.

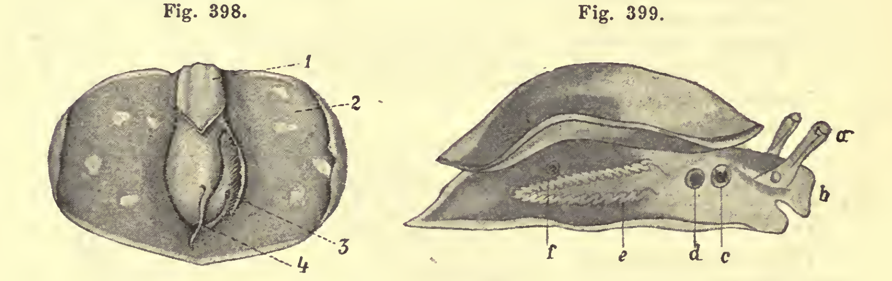


Fig. 398. **Gasteropteron Meckelii** (mit innerer Schale), nach VAYSSIÈRE. 1 Kopfschild (Stirnscheibe), 2 Parapodium, 3 Ctenidium, von der rudimentären Mantelfalte fast unbedeckt, 4 Flagellum = Anhang der Mantelfalte.

Fig. 399. **Pleurobranchus aurantiacus** (mit innerer Schale), nach LEUCKART, Wandtafeln, von der rechten Seite gesehen. *a* Rhinophoren, *b* Lippensegel, *c* Genitalöffnung, *d* Nephridialöffnung, *e* Ctenidium, *f* Anus.

b) Anaspidea. Kopf keine Stirnscheibe bildend. 4 zipfel- oder ohrförmige Tentakel. Fam. Aplysiidae (Aplysia, Dolabella, Notarchus).

c) Notaspidea. Kopf kurz, mit oder ohne Tentakel. Der Rücken bildet eine grosse Scheibe (Notaeum), in oder auf welcher eine Schale liegen kann. Fam. Pleurobranchidae (Pleurobranchus [Fig. 399], Pleurobranchaea, Oscanius), Umbrellidae (Umbrella, Tylodina), Peltidae.

II*. Natantia sive Pteropoda. Flossenschnecken.

Diese früher zu einer besonderen Molluskenklasse vereinigten Thiere sind jetzt als an die freischwimmende pelagische Lebensweise angepasste Tectibranchiata erkannt. Die Parapodien der Tectibranchia sind als Flossen oder flügelförmige Schwimmorgane ausgebildet.

a) Pteropoda thecosomata. Beschalte Flossenschnecken. Diese sind näher mit den Cephalaspidea verwandt. Mantel, Mantelhöhle, Schale vorhanden. Kopf nicht gesondert.

Nur ein Paar Tentakeln. Flossen an ihrem vorderen Rande über dem Munde verschmolzen. Anus auf der linken Seite. Fam. Limacinidae. Aeussere links gewundene Kalkschale mit einem spiraligen Operculum. Anus rechtsseitig (Limacina [Fig. 400], Peraclis). Fam. Cavoliniidae. Aeussere Kalkschale symmetrisch (Clio, Cavolinia). Fam. Cymbuliidae. Innere Knorpelschale (Cymbulia, Cymbuliopsis, Gleba). Die Thecosomata ernähren sich vorwiegend von kleinen Protozoen und Algen.

Fig. 400.

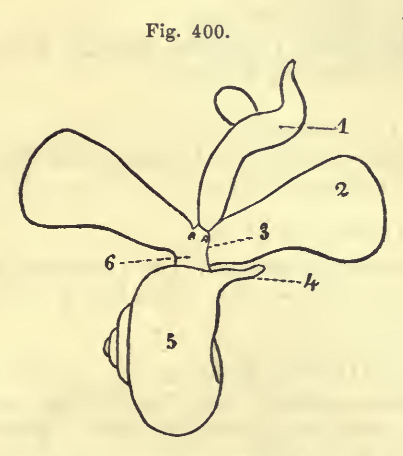


Fig. 401.

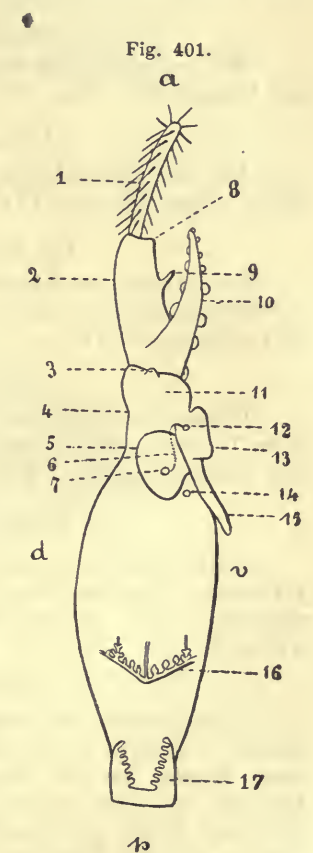


Fig. 400. **Limacina Lesueuri**, von der Dorsalseite, nach PELSENEER. 1 Penis, 2 Flosse (Parapodium), 3 Samenfurche, 4 Mantelfortsatz („balancer"), 5 Eingeweidesack, 6 Kopf mit 2 Tentakeln und der Samenfurche (3).

Fig. 401. **Pneumoderma**, schematisch, von der rechten Seite, nach PELSENEER. 1 Rechter ausgestülpter Hakensack, 2 Rüssel, 3 rechter Buccaltentakel, 4 Lage des rechten Nackententakels, 5 rechte Flosse (Parapodium), 6 Samenfurche, 7 Geschlechtsöffnung, 8 Lage des Kiefers, 9 ventrale Rüsselpapille, 10 rechter saugnapftragender Buccalanhang, 11 Kopf, 12 Penisöffnung, 13 rechter vorderer Fusslappen, 14 Anus, 15 hinterer Fusslappen, 16 Ctenidium, 17 hintere adaptive Kieme, *d*, *v*, *a*, *p* dorsal, ventral, vorn, hinten.

b) Pteropoda gymnosomata. Nackte Flossenschnecken. Diese sind näher verwandt mit den Anaspidea. Ohne Mantel, Mantelhöhle und Schale. Kopf gesondert. 2 Paar Tentakeln. Flossen getrennt. Anus auf der rechten Seite. Fam. Pneumodermatidae. Ein rechtsseitiges Ctenidium vorhanden (Dexiobranchaea, Spongiobranchaea, Pneumoderma [Fig. 401]). Bei den zwei letzteren Gattungen ausserdem noch eine adaptive hintere Kieme. Fam. Clionopsidae und Notobranchaeidae. Kein Ctenidium. Eine adoptive hintere Kieme. Fam. Clionidae. Weder ein Ctenidium noch adaptive Kiemen vorhanden. Alle Gymnosomata sind räuberische Thiere, die sich vorwiegend von Thecosomata ernähren.

2. Unterordnung. Ascoglossa.

Charakterisirt dadurch, dass die verbrauchten Zähne der langen und schmalen, aus einer einzigen Reihe von Zahnplatten bestehenden Radula in einer Tasche am vordern Ende der Radula aufbewahrt werden. Keine Kiefer. Anus fast immer dorsal. Mit Ausnahme der Steganobranchia fehlt mit dem Mantel und der Mantelhöhle auch das einzige Ctenidium der Tectibranchiata.

I. Section. Steganobranchia.

Mit rechtsseitigem Mantel, Mantelhöhle, Ctenidium und mit Schale, mit Parapodien. Fam. Oxynoideae (Oxynoe, Lobiger).

II. Section. Cirrobranchia.

Auf den Seitentheilen des Rückens blatt- oder keulenförmige Fortsätze. Fam. Hermaeidae, Phyllobranchidae.

III. Section. Pterobranchia.

Seitentheile des Körpers lappenförmig ausgezogen. Die Verästelungen der Mitteldarmdrüse breiten sich in diesen Lappen aus. Fam. Elysiadae, Placobranchidae.

IV. Section. Abranchia.

Weder ein Ctenidium, noch Rückenanhänge, noch blattförmige seitliche Verbreiterungen des Körpers. Athmung durch die Haut. Körper fast planarienähnlich. Fam. Limapontiidae.

3. Unterordnung. Nudibranchia.

Ohne Mantelfalte, ohne Schale, ohne Ctenidium. Kiefer fast immer vorhanden. Radula meist wohl entwickelt, mit Zähnen, die abfallen und verloren gehen. Adaptive Kiemen sehr verschieden ausgebildet, bisweilen 0.

I. Section. Holohepatica.

Eine grosse compacte, keine Aeste abgebende Verdauungsdrüse (Leber). Fam. Phyllidiidae. Zahlreiche Kiemenlamellen rings in einer Furche um den Körper herum. Ohne Kiefer und ohne Radula. Pharynx zu einem Saugapparat umgewandelt. Doridopsidae. Ebenfalls ohne Kiefer und Radula, Pharynx ein Saugapparat. Kiemen in einer Rosette um den dorsalen After. Dorididae cryptobranchiatae. Mit Kiemenrosette um den dorsalen After. Kiemenrosette in eine Höhle zurückziehbar (Bathydoris, Archidoris, Discodoris, Diaulula, Kentrodoris, Platydoris, Chromodoris etc.). Dorididae phanerobranchiatae. Kiemenrosette nicht rückziehbar (Goniodoris, Polycera, Acanthodoris, Idalia, Ancula, Euplocamus, Triopa etc.).

II. Section. Cladohepatica.

Verdauungsdrüse ganz oder theilweise in verästelte, gesonderte Kanäle aufgelöst, welche sich im Körper weit verbreiten. Auf dem Rücken verschieden gestaltete, vornehmlich im Dienste der Respiration stehende Anhänge. After gewöhnlich rechtsseitig. Fam. Aeolidiadae (Aeolidia [Fig. 402], Berghia, Tergipes, Galvina, Coryptella, Rizzolia, Facellina, Flabellina, Fiona, Glaucus, Janus, Hero). Tethymelibidae (ohne

Radula) (Tethys, Melibe). Lomanotidae, Dotonidae, Dendronotidae, Bornellidae, Scyllaeidae, Phyllirhoidae (Fig. 403). (Pelagische freischwimmende Thiere, mit schmalem, seitlich zusammen-

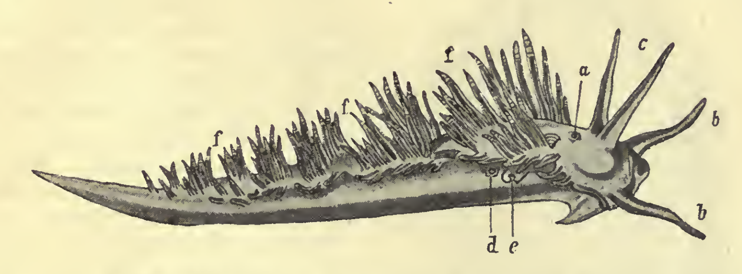


Fig. 402. **Aeolis rufibranchialis**, von der rechten Seite, nach ALDER und HANCOCK. *a* Auge, *b* Mundtentakel, *c* Kopftentakel, *d* Anus, *e* Genitalöffnung, *f* respiratorische Rückenanhänge (cerata).

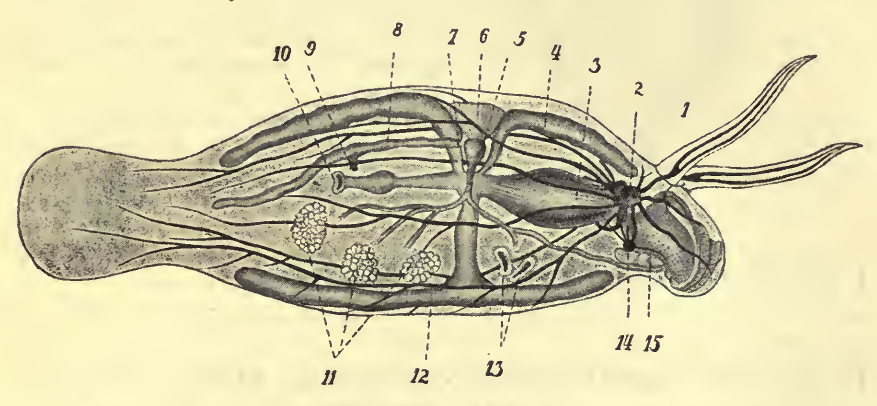
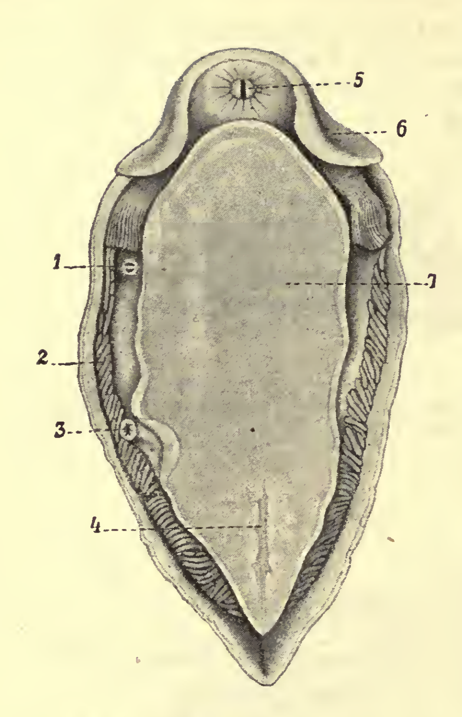


Fig. 403. **Phyllirhoë bucephalum**, von der Seite, nach SOULEYET, modifizirt. 1 Tentakel, 2 Cerebralganglion, 3 Magen, 4 und 12 Darmcoeca (die Verdauungsdrüse bildend), 5 Herzkammer, 6 Vorhof, 7 Pericardialöffnung der Niere, 8 Niere, 9 äussere Oeffnung der Niere, auf der rechten Seite, 10 After, auf der rechten Seite, 11 Zwitterdrüsen, der ausleitende Apparat ist nicht dargestellt, 12 Coecum der Verdauungsdrüse, 13 Geschlechtsöffnungen, 14 Buccalganglion, 15 Speicheldrüse.

gedrücktem Körper ohne Fuss und ohne respiratorische Anhänge.) Pleurophyllidiidae (jederseits in einer Furche zwischen Rückenschild und Fuss zahlreiche in einer Längsreihe angeordnete Kiemenlamellen [Fig. 404]). Pleuroleuridae, Tritoniadae (Tritonia, Marionia).

III. Klasse. Scaphopoda.

Körper symmetrisch, in dorsoventraler Richtung verlängert. Der Mantel einen röhrenförmigen Sack, mit dorsaler engerer und ventraler weiterer Mündung, bildend. Mantelhöhle sich auf der Hinterseite des Körpers bis zum apicalen Loch erstreckend. Schale hoch kegel-röhrenförmig, wie der Mantel mit apicaler kleinerer und ventraler grösserer Oeffnung. Ctenidien fehlen. Nieren paarig. Eigenwandiger Theil des



Circulationssystems auf eine Herzkammer ohne Vorhöfe reducirt. Trennung der Geschlechter. Besondere Leitungswege der Geschlechtsproducte fehlen. Letztere werden durch die rechte Niere entleert. Mund an der Spitze einer tonnenförmigen Schnauze, von einem Kranz blattförmiger Anhänge umgeben. An der Basis der Schnauze entspringen zahlreiche fadenförmige Anhänge, welche aus der untern Mündung der Schale und des Mantels vorgesteckt werden können. Fuss gestreckt, ventralwärts verlängert. Radula vorhanden. Limicole Meeresbewohner. Dentalium (Fig. 483) (Fuss relativ kurz, am Ende fast eichelförmig, mit einem conischen Mittel- und zwei Seitenlappen). Siphonodentalium (Fuss wurmförmig verlängert, am Ende scheibenförmig verbreitert, mit Papillen am Scheibenrande).

Fig. 404. Pleurophyllidia lineata, von unten, nach Souleyet. 1 Geschlechtsöffnungen, 2 Kiemenblättchen, 3 Anus, 4 Fussdrüse, 5 Mund, 6 Tentakelschild, 7 Fuss.

IV. Klasse. **Lamellibranchia (Pelecypoda, Bivalva, Acephala, Aglossa). Muscheln.**

Körper symmetrisch, in transversaler Richtung mehr oder weniger abgeplattet, mit zwei grossen seitlichen, blattartig ausgebreiteten Mantellappen, welche eine geräumige Mantelhöhle begrenzen, in welcher der meist beil- oder keilförmige Fuss Platz finden kann. Zwei seitliche Schalenklappen, die nur am dorsalen Schlossrand miteinander verbunden sind. Zum Verschluss der Schale zwei quer von der einen zur andern Schalenklappe verlaufende Schliessmuskeln (Dimyarier), hier und da durch Reduction des vorderen nur ein Schliessmuskel (Monomyarier). Jederseits in der Mantelhöhle ein Ctenidium. Ohne Pharynx, ohne Kiefer, ohne Radula und ohne Tentakel — ohne gesonderten Kopfabschnitt. Nieren paarig, Geschlechtsorgane paarig, münden gesondert oder durch Vermittelung der Nephridien. Herz mit zwei Vorhöfen. Jederseits vom Munde ein Paar Mundlappen. Theils getrenntgeschlechtlich, theils hermaphroditisch. Im Meere und im süssen Wasser. Limicol oder festsitzend.

I. Ordnung. Protobranchia.

Kieme im hinteren Theil der Mantelhöhle, zweizeilig, gefiedert, dem Ctenidium der Zeugobranchien durchaus entsprechend, mit der Spitze frei nach hinten in die Mantelhöhle vorragend. Fuss mit Kriechsohle. Pleural-

ganglion vom Cerebralganglion unterscheidbar. Fam. Nuculidae (Nucula [Fig. 405], Leda, Yoldia), Solenomyidae.

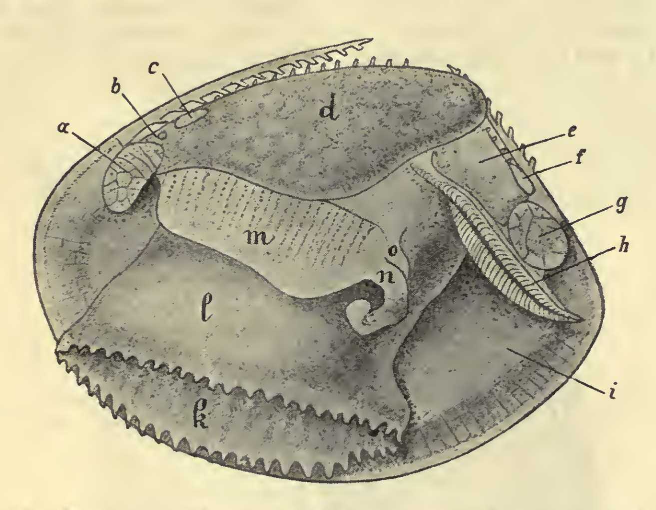


Fig. 405. **Nucula nucleus**, von der linken Seite nach Entfernung der linken Schale und des linken Mantels, nach Pelseneer. *a* Vorderer Schliessmuskel, *b* vorderer Rückziehmuskel des Fusses, *c* Heber des Fusses, *d* Genitalmasse, *e* Hypobranchialdrüse, *f* hinterer Rückziehmuskel des Fusses, *g* hinterer Schalenmuskel, *h* Ctenidium, *i* Mantelhöhle, *k* Kriechsohle des Fusses *l*, *m* Mundlappen mit hinteren Anhängen *n* und *o*.

II. Ordnung. Filibranchia.

Die Kiemenblättchen des Ctenidiums haben sich zu langen Fäden verlängert, welche weit in die Mantelhöhle herunterhängen und aus zwei Schenkeln bestehen, einem basalen absteigenden und einem terminalen aufsteigenden.

Fam. Anomiidae. Mantel offen ohne Siphonen; Monomyarier. Fuss klein. Körper und Schale asymmetrisch. Festsitzende Muscheln. Kiemenfäden vollständig frei (Anomia, Placuna). Fam. Arcidae. Kiemenfäden einer jeden Reihe mit einander durch Wimperscheiben verbunden. Dimyarier. Keine Siphonen. Fuss gross. (Arca, Pectunculus.) Fam. Trigoniidae. Kiemen wie bei den Arcidae. Dimyarier. Keine Siphonen. (Trigonia.) Fam. Mytilidae (excl. Aviculidae). Kiemenfäden mit einander durch nicht vascularisirte Suturen verbunden. Vorderer Schalenmuskel ist kleiner als der hintere (Heteromyarier). Siphonen vorhanden. Fuss gestreckt. (Mytilus [Fig. 406], Modiola, Lithodomus [Bohrmuscheln], Modiolaria.)

III. Ordnung: Pseudolamellibranchia.

Die aufeinander folgenden Kiemenfäden einer Reihe sind mit einander durch Wimperscheiben oder durch vascularisirte Brücken verbunden, ebenso der aufsteigende mit dem absteigenden Schenkel eines jeden Filamentes.

Fam. Pectinidae. Monomyarier, mit ganz offenem Mantel und Augen am Mantelrand. Ohne Siphonen. Fuss klein, zungenförmig. Schale gleichklappig oder ungleichklappig. Können schwimmen. (Pecten [Fig. 407], Chlamys.) Fam. Aviculidae. Monomyarier oder Heteromyarier ohne

Siphonen. Schale gleich- oder ungleichklappig. (Avicula [Meleagrina], Malleus, Vulsella, Perna, Inoceramus, Pinna, Meleagrina margaritifera: Perlmuschel.) Fam. Ostreidae. Monomyarier ohne Fuss mit ganz offenem Mantel ohne Siphonen. Schale ungleichklappig, mit der linken Klappe an der Unterlage befestigt. (Ostrea: Auster [Fig. 408].)

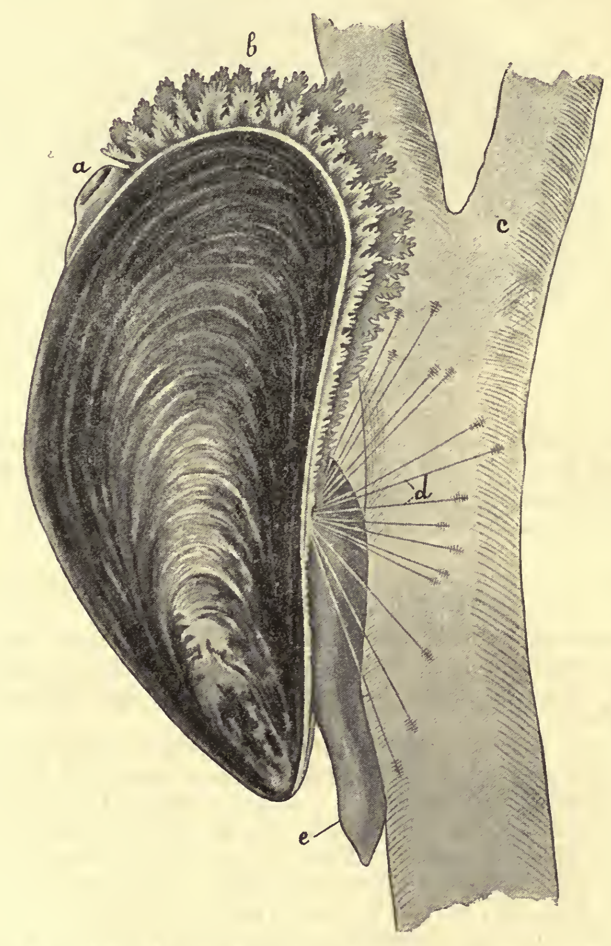


Fig. 406. **Mytilus edulis**, nach Meyer und Möbius. Das Thier von der linken Seite mit ausgestrecktem einen Byssusfaden befestigenden Fuss *e*, *d* Byssusfäden, *a* Ausströmungsöffnung (Analsipho), *b* gefranster Mantelsaum der Einströmungsöffnung, *c* Unterlage.

IV. Ordnung. Eulamellibranchia.

Die Kiemen bestehen nicht aus erkennbaren Filamenten. Es sind vielmehr die Filamente einer Reihe, und die beiden Schenkel eines Filamentes derart mit einander durch vascularisirte Brücken oder Suturen verbunden, dass jede Filamentreihe wie eine gitterförmig durchbrochene Lamelle aussieht. So existiren jederseits zwei solche Kiemenlamellen (daher der Name Lamellibranchier), die in Wirklichkeit den beiden Reihen von Blättchen eines einfachen zweizeilig gefiederten Ctenidiums entsprechen. Hieher die grosse Mehrzahl der Lamellibranchier.

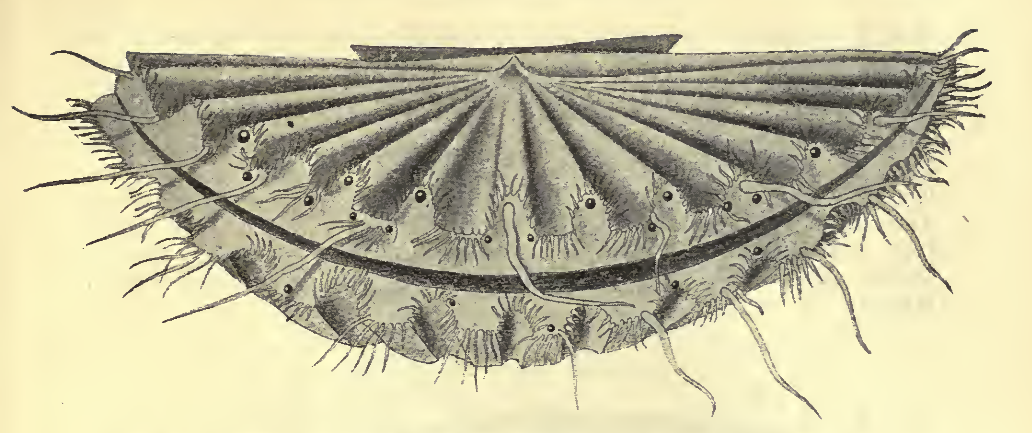


Fig. 407. **Pecten Jacobaeus**, von der Bauchseite, Schale geöffnet. Man sieht die Mantelspalte zwischen den beiden mit zahlreichen Tentakeln und Augen besetzten Mantelvorhängen. Nach LEUCKART und NITSCHE, Zool. Wandtafeln.

1. Unterordnung. Submytilacea.

Kiemenlamellen glatt. Mantel gewöhnlich nur zwischen Ein- und Ausströmungsöffnung verwachsen. Dimyarier. Fam. Carditidae. Dimyarier mit offenem Mantel und grossem Fuss (Cardita, Venericardia).

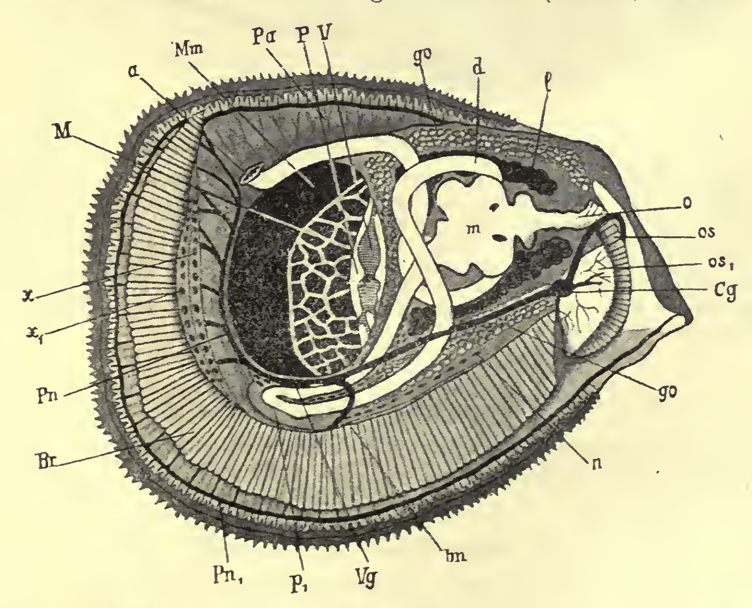


Fig. 408. **Anatomie der Auster** (**Ostrea edulis**), von der rechten Seite, nach MÖBIUS (in LEUCKART und NITSCHE, Zool. Wandtafeln). *Br* Kieme, *Pn* hinterer Mantelnerv, x, x_1 Oeffnungen der Hohlräume zwischen den verwachsenen Platten der beiden linken Kiemen, *M* grosser Schliessmuskel, *a* Anus, *Mm* hinterer Abschnitt des Schliessmuskels, *Pa* Mantel, *P* Pericard, *V* Herz, *go* Gonade (Zwitterdrüse), *d* Darm, *l* Verdauungsdrüse (Leber), *o* Mund, *os*, os_1 Mundlappen der linken Seite, *Cg* Cerebralganglion, *n* Niere, *bn* Kiemennerv, *Vg* Visceralganglion, P_1 Abdominalfortsatz, Pn_1 Mantelrandnerv, *m* Magen mit den Oeffnungen der Verdauungsdrüse.

Fam. Lucinidae mit einfachen Siphonalöffnungen des Mantels. Fuss oft wurmförmig verlängert. Fam. Erycinidae. Mantel bis auf die beiden Siphonal- und die Fussöffnung geschlossen. Fuss lang. (Erycina, Kellya, Lasaea, Lepton, Galeomma.) Fam. Crassatellidae. Mantel offen, ohne Siphonen. Fuss entwickelt. Fam. Cyrenidae. Mantel offen. Zwei Siphonen. Fuss gross. Süsswasser- oder Brackwasserformen. (Cyrena, Corbicula, Sphaerium, Pisidium, Galatea.) Fam. Dreissensiidae (in Flüssen). Fam. Unionidae, im süssen Wasser, Fuss gross, beil- oder keilförmig, zwei einfache Siphonalöffnungen oder Spalten. Mantel offen (Unio [Fig. 409], Malermuschel, Anodonta, Teichmuschel, Mutela).

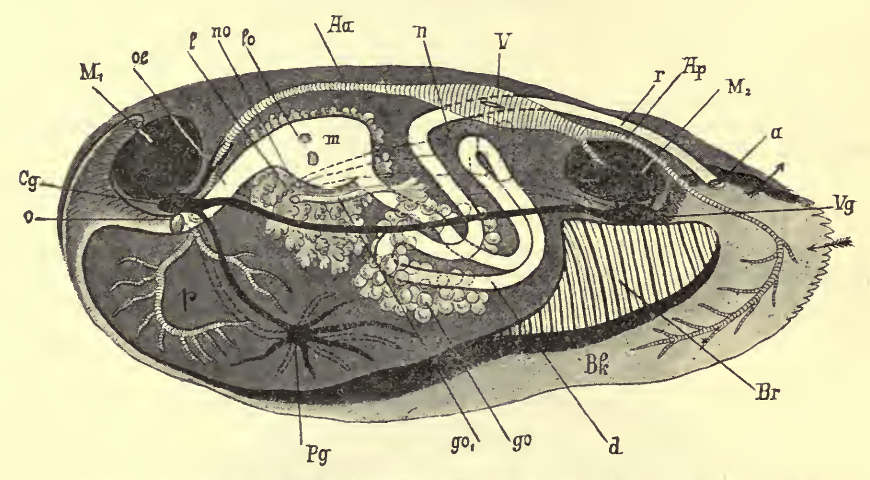


Fig. 409. **Anatomie von Unio (Margaritana) margaritiferus**, von der linken Seite, nach Leuckart und Nitsche. *o* Mund, *Cg* Cerebralganglion, M_1 vorderer Schliessmuskel, *oe* Oesophagus, *l* Verdauungsdrüse (Leber), *no* Nephridialöffnung, *lo* Oeffnungen der Verdauungsdrüse in den Magen *m*, *Aa* Aorta anterior, *n* Nephridium, Konturen durch punktirte Linien angegeben, *V* Herz, *r* Enddarm, *Ap* Aorta posterior, M_2 hinterer Schliessmuskel, *a* After, *Vg* Visceralganglion, *Br* Kieme, *Bk* Mantelhöhle, *go* Gonade mit Ausführungsgang go_1, *Pg* Pedalganglion, *p* Fuss. Die Pfeile deuten die Richtung an, in welcher das Wasser in die Mantelhöhle ein- und aus ihr austritt.

2. Unterordnung. Tellinacea.

Dimyarier mit vollständig gesonderten Siphonen. Fuss gross. Kiemen glatt. Fam. Tellinidae (Tellina). Fam. Donacidae (Donax), Mactridae (Mactra).

3. Unterordnung. Veneracea.

Dimyarier. Kiemenlamellen etwas gefaltet. Siphonen gesondert. Fuss ansehnlich. Fam. Veneridae (Venus, Meretrix [Cytherea], Tapes). Fam. Petricolidae (Bohrmuscheln).

4. Unterordnung. Cardiacea.

Dimyarier oder Monomyarier. Kiemenlamellen stark gefaltet. Mantel mit zwei Siphonal- und einer Pedalöffnung sonst verwachsen. Fam. Cardiidae. Dimyarier. (Cardium [Fig. 410].) Fam. Chamidae.

Dimyarier. Schale ungleichklappig. (Chama, Diceras, Requienia.) In die Nähe gehören wahrscheinlich die fossilen Monopleuridae, Caprinidae, Hippuritidae, Radiolitidae. Fam. Tridacnidae. Monomyarier. (Tridacna, Hippopus.)

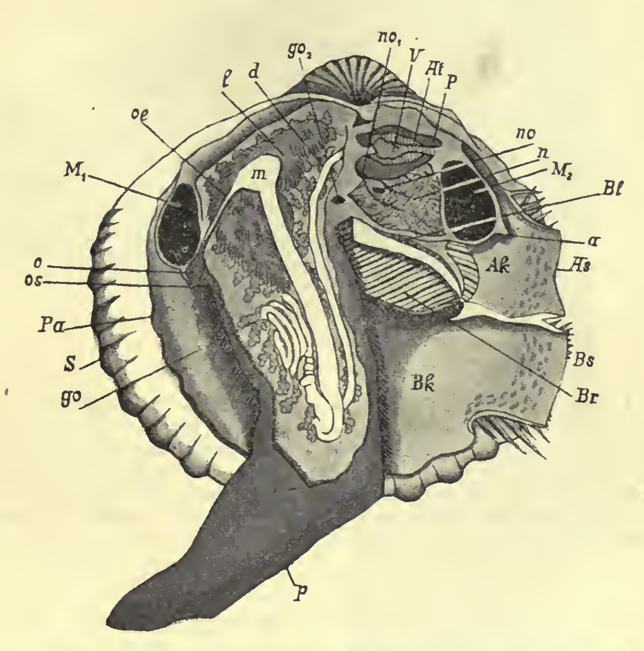


Fig. 410. **Anatomie von Cardium tuberculatum**, von der linken Seite, nach GROBBEN (in LEUCKART und NITSCHE, Zool. Wandtafeln). *p* Fuss, *go* Gonade, *S* Schale, *Pa* Mantel, *os* Mundlappen, *o* Mund, M_1 vorderer Schalenmuskel, *oe* Oesophagus, *m* Magen, *l* Verdauungsdrüse, *d* Darm, go_2 Genitalöffnung, no_1 Pericardialöffnung der Niere, *V* Herzkammer, *At* Vorhof, *P* Pericard, *no* Oeffnung der Niere in die Mantelhöhle, *n* Niere, M_2 hinterer Schliessmuskel, *Bl* Verwachsungsstelle des rechten mit dem linken Ctenidium hinter dem Fusse, *a* Anus, *AK* Analkammer der Mantelhöhle mit Analsipho *As*, *Bk* Branchialkammer der Mantelhöhle mit Branchialsipho *Bs*, *Br* Ctenidium (Kieme).

5. Unterordnung. Myacea.

Dimyarier mit gefalteten Kiemenlamellen. Tendenz zum Verwachsen des Mantels. Siphonen sehr lang. Fuss gross. Fam. Psammobiidae. Fussschlitz des Mantels noch sehr gross. (Psammobia.) Fam. Mesodesmatidae. Lutrariidae, Myiidae (Mya, Corbula). Glycymeridae (Glycymeris, Saxicava [Bohrmuschel]), Solenidae. Schale vorn und hinten klaffend, Fuss sehr gross. (Solenocurtus, Cultellus, Ensis, Solen.)

6. Unterordnung. Pholodacea.

Dimyarier mit verwachsenem Mantel und wohl ausgebildeten Siphonen. Fuss verschieden, bisweilen rudimentär. Schale klaffend, häufig mit accessorischen Stücken. Fam. Pholadidae. Bohrmuscheln. (Pholas, Pholadidea [Fig. 411], Jouannetia [Fig. 412], Xylophaga.) Fam. Teredinidae, Bohrmuscheln (Teredo [Fig. 413]). Fam. Clavagellidae (Clavagella, Brechites [Aspergillum, Fig. 414]).

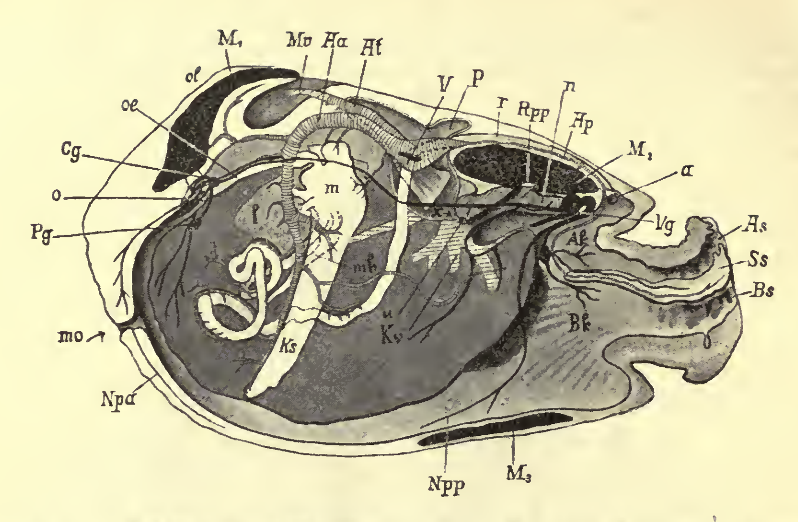


Fig. 411. **Anatomie von Pholadidea sp., von der linken Seite, nach** EGGER. Bedeutung der Buchstabenbezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. Ausserdem: *Npa*, *Npp* vorderer und hinterer Mantelrandnerv, *mo* vordere Mantelöffnung, *Ks* Krystallstielsack, *Kv* Kiemenvene, *ol* vorderer oberer Mantellappen, *Rpp* hinterer Rückziehmuskel des Fusses, *Ss* Scheidewand zwischen den beiden Siphonen, M_3 accessorischer Schliessmuskel, *mb* Magenblindsack, *x* Pericardialabschnitt der Niere, welcher sich bei *u* durch den Nierentrichter in das Pericard öffnet.

7. Unterordnung. Anatinacea.

Mantel in grosser Ausdehnung verwachsen. Mit Siphonen. Hermaphroditen. Fuss vorhanden. Fam. Pandoridae, Lyonsiidae, Anatinidae (Anatina, Thracia).

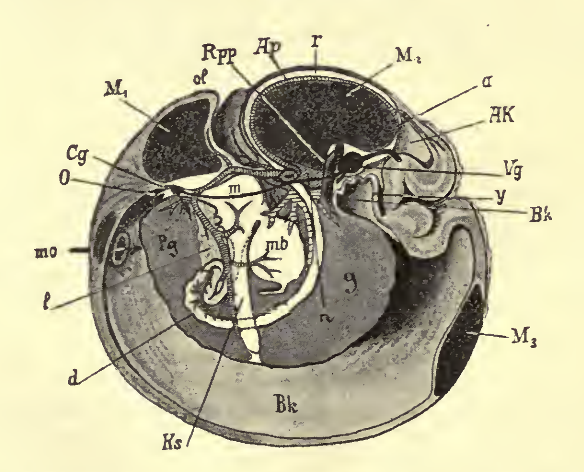


Fig. 412. **Anatomie von Jouannetia Cumingii, von der linken Seite, nach** EGGER. Bedeutung der Buchstabenbezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

V. Ordnung. Septibranchia.

Die Kieme ist jederseits zu einer musculösen, von Spalten durchbrochenen Scheidewand umgewandelt, welche die Mantelhöhle in zwei übereinander liegende Etagen theilt. Hermaphroditen. Fam. Poromyidae, Cuspidaridae (Fig. 415 A und B).



V. Klasse.

Cephalopoda. (Tintenfische, Kraken, Kopffüsser.)

Körper symmetrisch, mit hohem Eingeweidesack. Um den Mund herum Tentakel oder Fangarme, die als Theile des Fusses, welche nach vorn um den Mund herum gewachsen sind, betrachtet werden. Ein weiterer Theil des Fusses ist der Trichter. In der hinteren ständigen Mantelhöhle 2 oder 4 Ctenidien. Herz mit 2 oder 4 Vorhöfen, 2 oder 4 Nieren. Unpaare Gonade mit paarigem oder unpaarem Ausführungsgang. Sinnesorgane, speciell die vorn und seitlich am Kopffuss gelegenen Augen, hoch entwickelt. Kräftige Kiefer und starke Radula. Mit äusserer oder innerer Schale, oder schalenlos. Meist mit Tintenbeutel. Grosse, hochentwickelte, räuberische Meeresthiere getrennten Geschlechts.

I. Ordnung. Tetrabranchiata.

Mit äusserer gekammerter Schale, in deren letzter (grösster) Kammer das Thier sitzt. Schale symmetrisch, exogastrisch aufgerollt. Zahlreiche auf grösseren Lappen sich erhebende, in besondere Scheiden zurückziehbare, saugnapflose Tentakel um den Mund. 4 Kiemen, 4 Vorhöfe des Herzens,

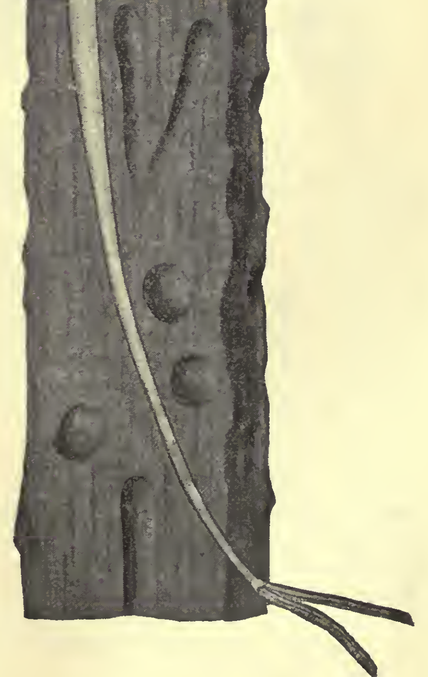


Fig. 413. **Teredo navalis** in seiner Holzröhre, von der Bauchseite, nach Meyer und Möbius. Das Mittelstück weggelassen. Kalkröhre grösstentheils unverletzt.

Fig. 414. Fig. 415.

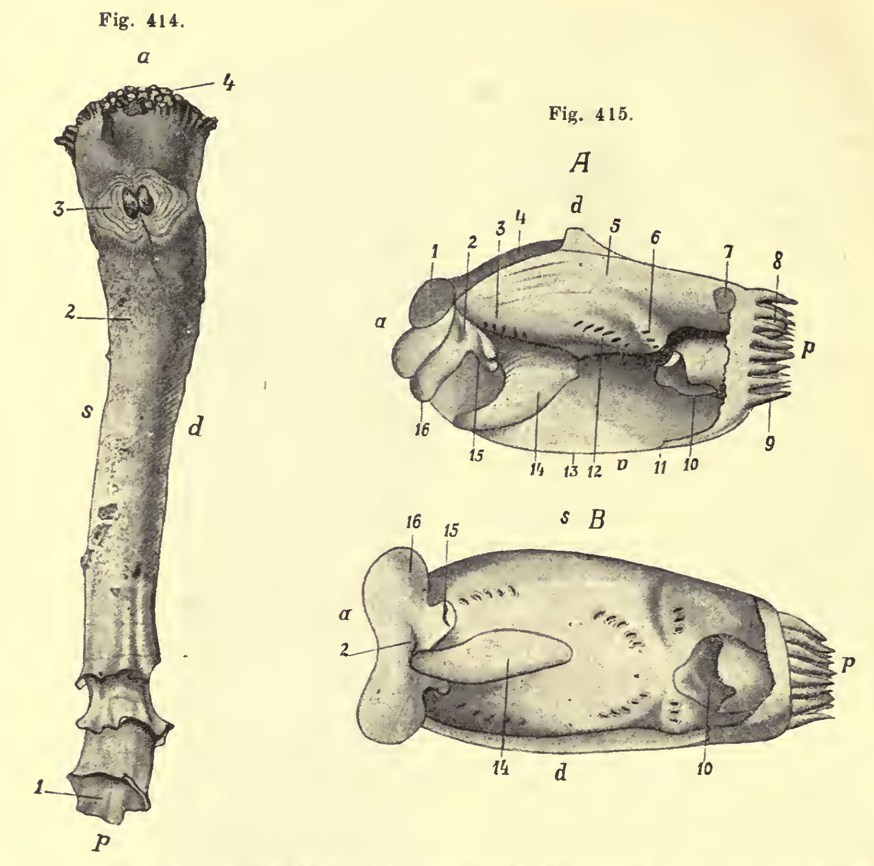


Fig. 414. **Schale von Aspergillum (Brechites) vaginiferum**, von der Dorsalseite. *a* Vorn, *p* hinten, *d* rechts, *s* links, 1 Siphonalöffnung der Pseudoconcha, 2 Pseudoconcha (Kalkröhre), 3 echte Schale, in der Pseudoconcha eingebettet, 4 vordere Oeffnungen der Pseudoconcha.

Fig. 415. **Weichkörper von Silenia Sarsii** (Cuspidaride), nach PELSENEER. *A* Von der linken Seite, nach Entfernung des Mantels, *B* von der Ventralseite, nach Entfernung des grössten Theiles des Mantels. *a*, *p* Vorn, hinten, *d*, *v* dorsal, ventral, *d*, *s* rechts, links, 1 vorderer Schliessmuskel, 2 Mund, 3 vordere Gruppe von Kiemenspalten, 4 Lebermasse, 5 Kiemenscheidewand, 6 hintere Gruppe von Kiemenspalten, 7 hinterer Schliessmuskel, 8 Analsipho, 9 Siphonaltentakel, 10 Klappe der Branchial- oder Einströmungsöffnung, 11 Stelle, wo die beiden die Fussöffnung begrenzenden freien Mantelränder verschmelzen, 12 mittlere Gruppe von Kiemenspalten, 13 freier Mantelrand, 14 Fuss, 15 hintere Mundlappen.

4 Nieren. Trichter aus zwei seitlichen, getrennten Lappen bestehend, die, sich mit ihrem freien Rand übereinanderschiebend, eine Röhre bilden. Ohne Tintenbeutel. Mit Grubenaugen. Einzige lebende Form Nautilus, Radula 2. 2. 1. 2. 2 (Fig. 416). Fossil die beiden grossen Abtheilungen der Nautiloidea und Ammonitidea.

II. Ordnung. Dibranchiata.

Mit innerer Schale oder mit rudimentärer Schale, oder ohne Schale. Die Schale ist selten und dann endogastrisch aufgerollt. 2 Kiemen.

2 Vorhöfe des Herzens, 2 Nieren. 8 oder 10 mit Saugnäpfen besetzte Fangarme um den Mund. Die beiden Lappen des Trichters am freien Rande verwachsen. Blasenaugen. Mit Tintenbeutel.

Fig. 416.

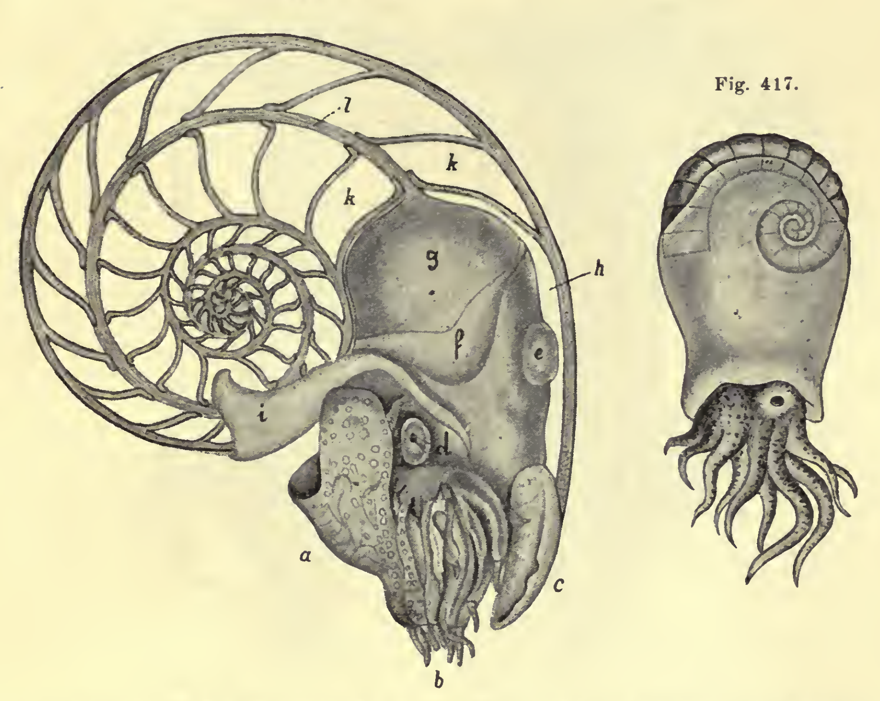


Fig. 416. **Nautilus Pompilius**, nach Owen. Schale im Medianschnitt dargestellt. *a* Kopfkappe, *b* Tentakel, *c* Infundibulum, *d* Auge, *e* durchschimmernde Nidamentaldrüse, *f* Ansatzstelle des Schalenmuskels, *g* oberer Theil des Eingeweidesackes, *h* letzte (Wohn-) Kammer der Schale, *k* vorletzte Kammer, *l* Sipho.

Fig. 417. **Spirula prototypos**, von der rechten Seite, nach Chun und Owen (Leuckart und Nitsche, Zool. Wandtafeln). Man sieht die beiden Theile der Schale, der innere ist durch den Mantel durchschimmernd dargestellt. Das Auge müsste weiter vorn am Kopffuss gezeichnet sein.

1. Unterordnung. Decapoda.

Mit innerer, oft rudimentärer Schale. Mit 10 Armen, von denen das 4te Paar zu langen, in besondere Kopfhöhlen zurückziehbaren Fangtentakeln entwickelt ist. Gute Schwimmer mit dorso-ventral gestrecktem, mit seitlichen Flossen ausgestattetem Körper. Eileiter unpaar. Fam. Spirulidae. Mit innerer, spiralig gewundener, endogastrisch aufgerollter Schale. Spirula (Fig. 417). Fam. Belemnitidae. Fossile Formen mit innerer gekammerter, meist gerade gestreckter Schale. (Belemnites, Spirulirostra, Belemnoteuthis.) Fam. Oigopsidae (Ommastrephes, Rad. 3. 1. 3, Loligopsis, Cranchia, Chiroteuthis, Owenia, Thysanoteuthis, Onychoteuthis, Ommatostrephes). Fam. Myopsidae (Rossia, Sepiola, Sepiadarium, Idiosepion, Loligo [Fig. 418], Sepioteuthis, Belosepia [fossil], Sepia, Rad. 3. 1. 3).

Fig. 418. **Loligo vulgaris**, nach D'ORBIGNY. ***A*** Von der Hinterseite (physiologisch Unterseite), ***B*** von der Vorderseite (physiologisch Rückseite). Man sieht die 10 Mundarme, von denen die des 4. Paares als lange Fangtentakel ausgebildet sind, ferner die Augen, den Mantelrand, die Flossen und in der Haut die Chromatophoren.

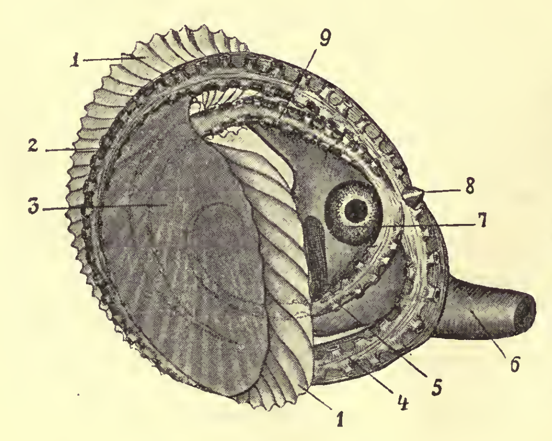


Fig. 419. **Weibchen von Argonauta**, in schwimmender Stellung, von der rechten Seite, nach LACAZE-DUTHIERS. 1 Unbedeckter Theil der Schale, 2 der rechte Arm des ersten, vorderen Armpaares, mit seiner einen grossen Theil der Schale von aussen bedeckenden lappenförmigen Verbreiterung (Segel) 3, 4 4. rechter Arm, 5 3. rechter Arm, 6 Trichter, 7 Auge, 8 Kiefer, 9 2. rechter Arm. Die Arme des 2., 3. und 4. Paares ins Innere der Schale zurückgestreckt.

2. Unterordnung. Octopoda.

Ohne Schale oder Schulpe. Mit 8 Armen, ohne Fangtentakel. Körper plump, meist ohne Flossen, der Schwimmbewegung wenig angepasst.

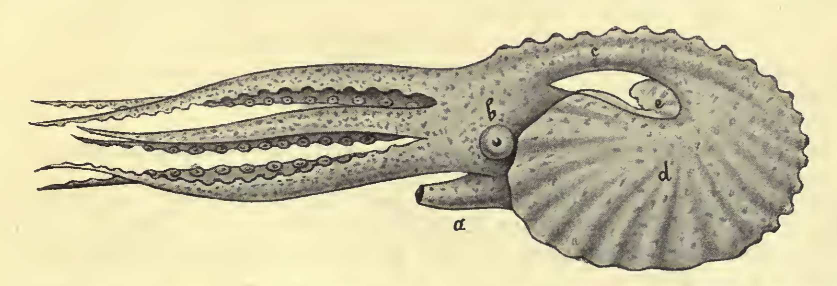


Fig. 420. **Weibchen von Argonauta Argo**, nach Vérany. 2., 3. und 4. Armpaar nach unten gestreckt, *a* Trichter, *b* Auge, *c* erstes Armpaar, mit seinem Segel *d* die Schale *e* fast ganz bedeckend.

Fig. 421. **Octopus vulgaris**, nach Merculiano (in „Aquarium neapolitanum"), oben in schwimmender, unten in sitzender und lauernder Stellung.

Eileiter paarig. Fam. Cirrhoteuthidae. Mit Flossen. Fam. Philonexidae. Argonauta (Fig. 419, Fig. 420, Fig. 581) (Weibchen mit äusserer ungekammerter Schale), Philonexis, Tremoctopus. Fam. Octopodidae (Octopus, Rad. 1. 3. 1 [Fig. 421], Eledone).

I. Schema der ursprünglichen Molluskenorganisation.

Wenn wir versuchen, gestützt auf die Ergebnisse der morphologischen Durchforschung des Molluskenstammes, einen hypothetischen Urmollusken zu construiren, so wird das Bild desselben etwa folgendermaassen ausfallen.

Der Körper ist bilateral-symmetrisch, mit gewölbter Rückenseite, das Vorderende trägt den Mund, die Augen und Tentakel und ist als Kopf vom übrigen Körper abgesetzt. Die Bauchseite bildet eine stark musculöse, vom Rumpfe abgesetzte Platte, den Fuss, mit flacher Kriechsohle.

Das weiche Integument der gewölbten Rückenseite bildet rings um den Rumpf herum eine Duplicatur, eine nach allen Seiten herunterhängende Falte, den Mantel (Pallium). Der Mantel bedeckt rings um den Rumpf herum eine ringförmige Höhle, die Mantelhöhle, welche unter dem freien Rande des Mantels hindurch, zwischen diesem und dem Fusse, mit dem umgebenden Medium frei communicirt. Das dorsale Integument des Rumpfes und seine Fortsetzung, das äussere Integument des Mantels, sondert eine dicht anliegende Schale ab, die aus einer chitinartigen Grundsubstanz (Conchyliolin) mit eingelagertem kohlensauren Kalk besteht. Diese Schale wiederholt die Gestalt der Rückenseite des Rumpfes, sie ist also bilateral-symmetrisch, gewölbt. Denken wir uns dieselbe losgelöst und auf die gewölbte Rückenseite gelegt, so würde sie sich uns napf- oder tellerförmig präsentiren. Indem diese Rückenschale den ganzen Körper oder doch den grössten Theil desselben vom Rücken her bedeckt, gereicht er diesem einerseits zum wirksamen Schutze und dient anderseits als Skelet, an welchem in den Fuss und in den Kopf verlaufende, im allgemeinen eine dorsoventrale Richtung einschlagende Muskeln sich als an einem festen Anheftungspunkte ansetzen.

Der Mantel hat noch seine ganz besondere Bedeutung bei der Bildung der schützenden Schale. Abgesehen davon, dass es der Mantelrand ist, welcher den grössten Theil der Schalensubstanz absondert und welcher beim fortschreitenden Wachsthum des Thieres auch für die Vergrösserung der Schale sorgt, bedeckt er die zarten Kiemen, die nun auch des Schutzes der von ihm abgesonderten Schale theilhaftig werden. Es handelt sich hier um Einrichtungen, wie sie in ganz analoger Weise in andern Abtheilungen des Thierreiches wiederkehren. Wir erinnern nur an die die Kiemenhöhle bedeckende Duplicatur des Hautpanzers der höhern Krebse und an den Kiemendeckel der Fische. — Die Beziehungen zwischen Kiemen, Mantel und Schale bei den Mollusken sind äusserst wichtige, und man soll diese Bildungen nie anders als im innigen Zusammenhange betrachten.

Die in der Mantelhöhle liegenden Kiemen sind paarig und symmetrisch. Wir wollen unentschieden lassen, ob mehrere Paare solcher Kiemen oder ob nur zwei Kiemen anzunehmen sind. In letzterem Falle müssten wir uns vorstellen, dass je eine Kieme im hinteren Theile der jederseitigen Mantelhöhle liegt. Im ersteren Falle hätten wir es jederseits mit einer Reihe hintereinander liegender Kiemen zu thun.

Eine jede Kieme ist ihrer Form nach einer Feder vergleichbar, mit einem Schaft und zahlreichen zweizeilig angeordneten Seitenfiederchen. Der Schaft erhebt sich frei vom Rumpfe in die Mantelhöhle. In unmittelbarer Nähe der Basis einer jeden Kieme liegt ein als Geruchsorgan gedeutetes Sinnesorgan, ein **Osphradium**. Eine solche Kieme mit einem **Osphradium** nahe ihrer Basis hat einen ganz bestimmten morphologischen Werth. Um sie von analogen, aber nicht homologen Athmungsorganen oder Kiemen, die bei gewissen Mollusken vorkommen, zu unterscheiden, hat man sie als **Ctenidium** bezeichnet.

Fig. 422.

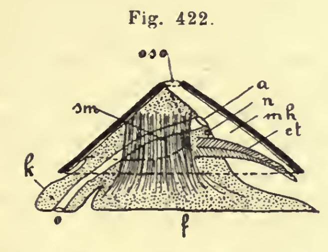


Fig. 423.

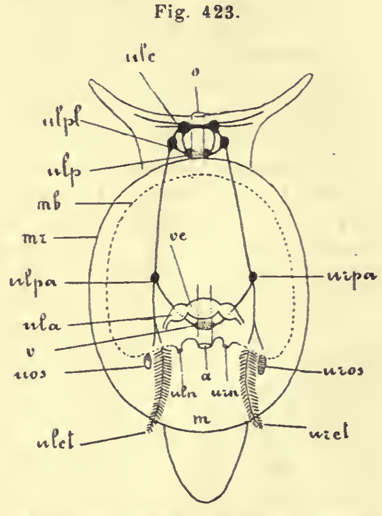


Fig. 422. **Urmollusk,** Schema von der linken Seite. *o* Mund, *k* Kopf, *sm* Schalenmuskel, *oso* obere Schalenöffnung, *a* Anus, *n* Nierenöffnung, *mh* Mantelhöhle, *ct* Ctenidium, *f* Fuss.

Fig. 423. **Hypothetischer Urmollusk,** von oben. *o* Mund, *ulc, ulpl, ulp* ursprünglich linkes Cerebral-, Pleural- und Pedalganglion, *ulpa, urpa* ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Parietalganglion, *ula* ursprünglich linker Vorhof des Herzens, *uos, uros* ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Osphradium (SPENGEL's Organ), *ulct, urct* ursprünglich linkes und rechtes Ctenidium (Kieme), *mb* Mantelbasis, *mr* Mantelrand, *m* Mantelhöhle, *v* Visceralganglion, *ve* Herzkammer, *a* Anus.

Der Kopf trägt ein Paar **Tentakel** und ein Paar **Augen**. An seiner Vorder- und Unterseite liegt der Mund. Die übrigen Oeffnungen innerer Organe liegen am hinteren Ende des Rumpfes über dem Fusse. In der Mittellinie liegt hier der **After**, und auf jeder Seite desselben, zwischen ihm und dem Ctenidium der betreffenden Seite (wenn wir annehmen, dass nur ein Paar Ctenidien vorhanden sei), finden sich zwei **Oeffnungen**, nämlich eine für die **Geschlechtsorgane** und eine für die **Niere** (**Nephridium**). Alle diese Oeffnungen werden vom Mantel bedeckt, liegen also in der Mantelhöhle. Wir finden also, um zu recapituliren, im hinteren Theile der Mantelhöhle 2 Ctenidien, 2 Osphradien und 5 Oeffnungen, nämlich die mediane Afteröffnung und die paarigen symmetrischen Geschlechts- und Nephridialöffnungen. Alle diese Theile bilden zusammen den **pallealen Organcomplex**.

Ich will jetzt kurz die innere Organisation charakterisiren. Der Darmkanal. Der Mund führt in einen musculösen Pharynx, mit hornigen Kiefern. An seinem Boden liegt ferner eine Reibplatte, Zunge oder Radula genannt, welche in mehreren hintereinander liegenden Querreihen spitze, chitinige Zähnchen trägt. In den Pharynx münden paarige Speicheldrüsen. Der Pharynx setzt sich durch einen Oesophagus in einen Mitteldarm fort, welcher — wir wollen annehmen unter Bildung von Windungen — den Körper von vorn nach hinten durchzieht, um hinten vermittelst eines sehr kurzen Enddarmes durch den medianen After nach aussen zu münden. Der Mitteldarm besitzt ansehnliche paarige, drüsige Ausstülpungen (Mitteldarmdrüse, Verdauungsdrüse, Hepatopancreas, Leber).

Musculatur. Kräftige Musculatur des Fusses, in der für die Kriechbewegung geeigneten Anordnung. Muskeln, welche von der Unterseite der Schale in den Fuss und zum Kopfe verlaufen (Spindelmuskel, Schalenmuskel). Musculatur der einzelnen Organe.

Nervensystem. Zwei wohlentwickelte Gehirnganglien (Cerebralganglien) liegen dorsalwärts im Kopfe und sind miteinander durch eine kurze, über den Oesophagus verlaufende Quercommissur, die Cerebralcommissur, in Verbindung gesetzt. Von jedem Cerebralganglion gehen zwei kräftige, in ihrer ganzen Länge mit Ganglienzellen versehene Nervenstämme ab, welche den Körper von vorn nach hinten seiner ganzen Länge nach durchziehen. Es finden sich also 2 Paar solcher Längsstämme. Die zwei Stämme des einen Paares, die Pedalstränge, verlaufen rechts und links im Fusse; die zwei des andern Paares, die Visceralstämme, liegen mehr dorsalwärts und sind tiefer gelagert, indem sie in der Leibeshöhle verlaufen. Die beiden Visceralstämme verbinden sich hinten miteinander.

Würden wir die Amphineuren und Diotocardier nicht kennen, so würden wir folgendes modificirte Bild des Nervensystems entwerfen: 2 Cerebralganglien, 2 Pedalganglien, 2 zu Seiten des Pharynx liegende Pleuralganglien, 2 im hinteren Theile der Leibeshöhle liegende Visceralganglien. Bezeichnen wir die die Ganglien einer und derselben Körperseite, also ungleichnamige Ganglien verbindenden Nerven mit dem Namen von Connectiven, und die Nerven, welche die gleichnamigen Ganglien der beiden Körperseiten verbinden, mit dem Namen Commissuren, so können wir folgendes Schema des Systems der Connective und Commissuren aufstellen. Commissuren existiren: 1) zwischen den beiden Cerebralganglien (über dem Vorderdarm), 2) zwischen den beiden Pedalganglien (unter dem Vorderdarm), 3) zwischen den beiden Visceralganglien (unter dem Enddarm). Es existiren jederseits folgende Connective: 1) Cerebropedalconnective, 2) Cerebropleuralconnective, 3) Pleuropedalconnective, 4) Pleurovisceralconnective.

Es existirt eine mit Endothel ausgekleidete, secundäre Leibeshöhle, welche mindestens in zwei Abschnitte zerfällt. Im vorderen Abschnitt, der Geschlechtskammer, entstehen aus dem Endothel die Geschlechtsproducte. Sie steht durch zwei Kanäle (Leitungswege der Geschlechtsproducte) mit der Mantelhöhle in Verbindung. Im hinteren Abschnitt (dem Herzbeutel oder Pericard) liegt mindestens das Herz. Er steht mit der Mantelhöhle durch zwei Nephridialkanäle oder Nephridialsäcke in Verbindung.

Das Blutgefässsystem ist theilweise lacunär. Das Herz ist arteriell und liegt im Pericard über dem Enddarm. Es besteht aus der Kammer und zwei seitlichen Vorhöfen.

II. Uebersicht der äusseren Organisation. Zur Orientirung innerhalb der Hauptgruppen der Mollusken.

Nachdem im vorhergehenden Abschnitt ein allgemeines Schema der Molluskenorganisation gegeben worden ist, empfiehlt es sich, zu untersuchen, wie sich die verschiedenen Molluskenabtheilungen in ihrer äusseren Organisation zu diesem Schema verhalten. Dabei wollen wir bei jeder Gruppe zunächst nur diejenigen Merkmale hervorheben, die nach dem gegenwärtigen Stande der Forschung als für die betreffende Klasse typisch, als charakteristisch gelten können. Mit andern Worten, wir wollen für jede Molluskenklasse wieder ein Schema der äusseren Organisation der zu ihr gehörigen Formen zu entwerfen versuchen, damit diese specielleren Schemata mit dem allgemeinen Schema der Molluskenorganisation verglichen werden können. Weiteren Abschnitten bleibt es vorbehalten, jedes einzelne der für die äussere Morphologie in Betracht kommenden Organe nicht nur durch die verschiedenen Klassen hindurch, sondern auch innerhalb einer und derselben Klasse in seinen verschiedenen Gestaltungsformen zu verfolgen.

A) Placophora (Chitonidae).

Der Körper der Placophoren ist bilateral-symmetrisch, von der Rücken- oder Bauchfläche betrachtet länglich-oval, dorsoventral abgeplattet. Auf der Bauchseite findet sich ein ansehnlicher musculöser Fuss mit flacher Sohle, dessen Konturen annähernd denen des Körpers parallel laufen. Vor dem Fuss setzt sich ebenfalls an der Unterseite des Körpers ein Kopfabschnitt (Schnauze) ab, der in der Mitte seiner ventralen Fläche die Mundöffnung trägt. Augen und Tentakel fehlen am Kopfe. Zwischen der peripheren Zone des Körpers (Mantel) einerseits, dem Fusse und Kopf anderseits findet sich eine Furche. Im Grunde dieser Furche finden sich zahlreiche lanzettförmige Kiemen, die jederseits in einer Reihe angeordnet sind. Die beiderseitigen Reihen stossen entweder vorn und hinten fast zusammen, so dass ein fast completer Kranz von Kiemen um den Fuss herum zu Stande kommt, oder sie verkürzen sich jederseits in verschieden hohem Maasse, bis schliesslich bei gewissen Formen die Kiemenreihe jederseits nur das hintere Drittel der Kiemenfurche besetzt. Der After liegt am hintern Körperende in der Medianlinie, ventralwärts unmittelbar hinter dem Fusse. Die beiden äusseren Oeffnungen der Ausführungsgänge der Nephridien haben ihre Lage in der Kiemenrinne, rechts und links neben und etwas vor dem After. Die beiden Geschlechtsöffnungen finden sich dicht vor den Nephridialöffnungen, ebenfalls in der Kiemenrinne.

Die mittlere Zone des Rückens wird bedeckt von 8 hintereinander liegenden kalkigen Schalenstücken, die dachziegelförmig übereinander greifen. Die periphere Region aber — zwischen dem Rande des Körpers und den Schalenstücken — trägt Kalkstacheln, Kalkknollen etc. Sie entspricht der peripheren Region auf der Bauchseite, deren

innerer Theil die Kiemenfurche begrenzt, und kann als Mantel bezeichnet werden.

B) Solenogastres.

Der Körper der Solenogastres ist bilateral-symmetrisch, wurmförmig, mit rundem Querschnitt, bald gestreckt und schlank, bald ansehnlich verkürzt, gedrungen. Die grosse Mundöffnung liegt in Form einer Längsspalte an der Ventralseite des vorderen Körperendes. Ventralwärts am hinteren Körperende liegt die Kloakenöffnung (gemeinsame Oeffnung für den Darm und den Urogenitalapparat). In der Mittellinie der Bauchseite verläuft eine enge Furche, welche hinten in die Kloakenöffnung mündet, vorn in kurzer Entfernung vor der Mundöffnung aufhört. Am Boden dieser Fussfurche erhebt sich eine bewimperte, auf dem Querschnitt dreieckige Leiste oder Falte, welche in der ganzen Länge der Fussfurche verläuft: der reducirte Fuss. Bei Chaetoderma fehlt sowohl der Fuss als die Fussfurche. Eine gesonderte, compacte Schale fehlt den Solenogastriden und wird ersetzt durch der Haut eingelagerte Kalkspicula.

C) Gasteropoda (Cephalophora).

Trotzdem an der Zusammengehörigkeit der zu dieser Klasse vereinigten Mollusken kaum gezweifelt werden kann, ist es doch fast unmöglich, die ganze Klasse ihrer äusseren Morphologie nach zu charakterisiren. Die Körpergestalt im Allgemeinen zeigt die grössten Verschiedenheiten. Der Körper ist bald äusserlich bilateral-symmetrisch, bald in hohem Grade asymmetrisch. Abgesehen davon sind Formen wie z. B. Fissurella, Oliva, Turritella, Cleodora, Pterotrachea, Phyllirhoë, Limax, Pleurobranchus, Thetys etc. äusserlich so verschieden, dass man auf den ersten Blick nicht an ihre Verwandtschaft glauben würde. Die Schale kann vorhanden und dann ausserordentlich mannigfaltig geformt sein, oder sie ist rudimentär oder sie fehlt im erwachsenen Zustande gänzlich. Auch der Fuss tritt in den verschiedensten Formen auf und kann sogar ebenfalls fehlen. Dasselbe gilt von der Mantelfalte, den Kiemen etc.

Im Allgemeinen, von den ganz einseitig differenzirten Formen abgesehen, kann man sagen, dass die Gasteropoden die ihren Körper schützende, aus einem Stück bestehende Schale in ausgiebiger Weise derart ausnutzen, dass der die Eingeweide enthaltende dorsale Körpertheil eine sackförmige Gestalt (Eingeweidesack) annimmt, sich vom Fuss und Kopf fast bruchsackartig abschnürt, sich zum Zwecke der Oberflächenverkleinerung spiralig aufrollt und mit einer seine Gestalt wiederholenden Schale umgiebt, in welche der bei der freien Locomotion aus der Oeffnung der Schale hervortretende Kopf und Fuss zurückgezogen werden können. Der ansehnliche gestreckte Fuss besitzt meist eine flache Kriechsohle. Der Kopf ist deutlich abgesetzt, mit Tentakeln und Augen ausgestattet. An irgend einer Stelle des Körpers bildet das Integument des Eingeweidesackes eine gegen den unteren Rand desselben herabhängende Mantelfalte, welche die Athmungsorgane deckt und schützt und an ihrer äusseren Oberfläche, gleich dem übrigen Integumente des Eingeweidesackes, an der Bildung der Schale oder des Gehäuses theilnimmt.

Es empfiehlt sich nun, für die Hauptgruppen der Gasteropoden besondere Schemata der äusseren Organisation zu entwerfen.

Prosobranchia.

Der ansehnliche Eingeweidesack ist in einer meist rechts gewundenen Spirale aufgerollt, desgleichen natürlich die Schale. Der wohlentwickelte Fuss mit platter Kriechsohle. Auf der Rückenseite des hinteren Fusstheiles eine kalkige Platte, der Deckel (Operculum), welcher, wenn das Thier den Kopf und den Fuss zurückzieht, die Mündung des Gehäuses verschliesst. Die Mantelfalte hängt an der Vorderseite des Eingeweidesackes herunter. Sie bedeckt die geräumige Kiemen- oder Mantelhöhle, in welcher verschiedene, für die Morphologie der Prosobranchier äusserst wichtige Organe, die Mantelorgane, ihren Platz finden, nämlich bei als ursprünglich zu betrachtenden Formen: 1) der After, der also nicht am Hinterende des Thieres, sondern dem Munde genähert, an der Vorderseite des Eingeweidesackes liegt; 2) die zwei äusseren Mündungen der paarigen Nephridien, zu beiden Seiten des Anus; 3) zwei Kiemen, eine rechte und eine linke; 4) zwei Osphradien in der Nähe der Kiemenbasis. Bei den allermeisten Prosobranchiern werden aber die eben citirten paarigen Organe unpaar, indem sich nur die auf der linken Seite des Anus gelegene Kieme, Nephridialöffnung und das linksseitige Osphradium erhält, während der Enddarm mit dem After auf die rechte Seite der Mantelhöhle rückt. Die unpaare Geschlechtsöffnung liegt auf der rechten Seite, am Kopfe oder auf dem Boden der Mantelhöhle. (Die Prosobranchier sind getrenntgeschlechtlich.) Dadurch, dass ursprünglich paarige Organe, wie die Kiemen, Nephridien und Osphradien, unpaar und asymmetrisch werden, wird die Asymmetrie des ganzen Körpers eine recht auffällige. Prosobranchier heissen die Thiere, weil die Kiemen vor dem Herzen liegen.

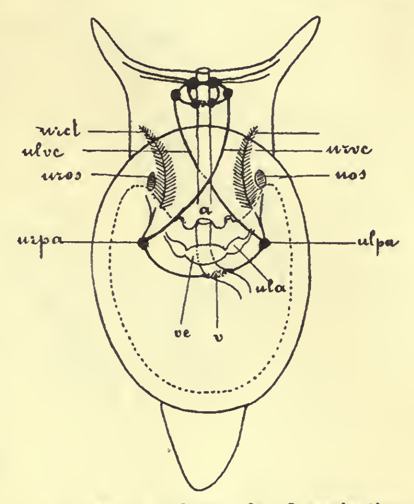


Fig. 424. **Schema der Organisation eines zeugobranchiaten Diotocardiers.** *a* Anus, *ve* Herzkammer, *ula* rechter Vorhof, *urct* linkes Ctenidium, *uros* linkes Osphradium.

Pulmonata.

Typus: Helix pomatia. Der Eingeweidesack ist wohlentwickelt, vom übrigen Körper deutlich bruchsackartig abgesetzt, in rechtsgewundener Spirale aufgerollt, mit einer entsprechenden Schale. Fuss gross, gestreckt, mit flacher Kriechsohle. Kopf mit zwei Paar Fühlern, von denen das eine die Augen trägt. Die Mantelfalte hängt an der Vorderseite des Eingeweidesackes herunter und bedeckt eine geräumige Mantelhöhle (Athemhöhle, Lungenhöhle). Der freie Rand der Mantelfalte ver-

wächst mit dem benachbarten Integumente des Nackens bis auf eine rechts gelegene unverwachsene Stelle, das Athemloch, das zum Ein- und Austritt der Luft in die Athemhöhle dient. Der After und die unpaare äussere Nephridialöffnung liegen in nächster Nähe des Athemloches, also rechtsseitig. Die Mantelhöhle entbehrt der Kiemen, sie ist

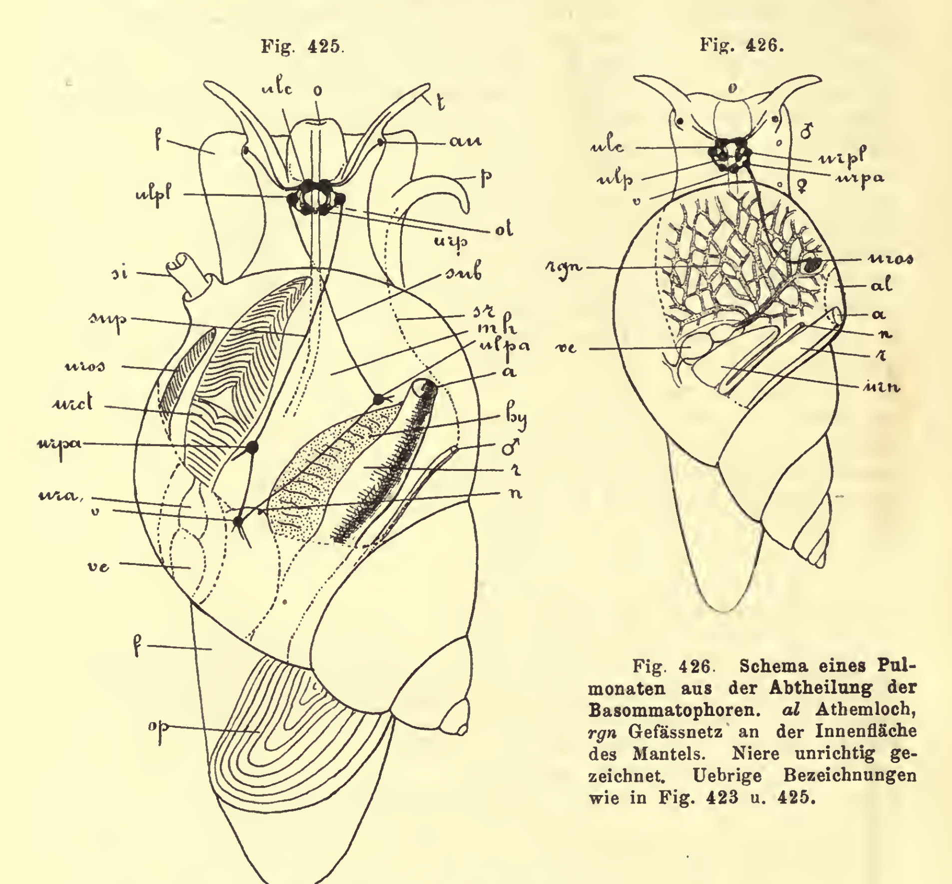


Fig. 426. **Schema eines Pulmonaten aus der Abtheilung der Basommatophoren.** *al* Athemloch, *rgn* Gefässnetz an der Innenfläche des Mantels. Niere unrichtig gezeichnet. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 423 u. 425.

Fig. 425. **Schematische Darstellung eines Prosobranchiaten aus der Abtheilung der Monotocardier.** Berücksichtigt sind die äussere Form, die Schale, der Mantel, der Pallealcomplex, das Herz und Pericard, das Nervensystem und das Operculum. Die meisten Bezeichnungen wie in Fig. 423. Ausserdem: *f* Fuss, *si* Sipho, *sup*, *sub* Supra- und Subintestinalconnectiv, *op* Operculum, *ot* Gehörorgan, *p* Penis, *sr* Samenrinne, *mh* Mantelhöhle, *hy* Hypobranchialdrüse, ♂ männliche Geschlechtsöffnung, *r* Rectum, *au* Auge, *t* Tentakel.

mit Luft erfüllt. Die Athmung geschieht an der inneren Oberfläche der Mantelfalte, an der sich ein zierliches Netz von Gefässen ausbreitet, das vor dem Herzen liegt. Der Fuss besitzt im Gegensatz zu den Prosobranchiern keinen Deckel. Gemeinsame Geschlechtsöffnung (die Pulmonaten sind Hermaphroditen) rechts am Nacken vor dem Athemloch.

Zahlreiche Pulmonaten weichen in ihrer äusseren Organisation sehr stark von dem Typus Helix ab.

Opisthobranchia.

Die Athmungsorgane liegen hinter dem Herzen.

a) Tectibranchiata.

Der Eingeweidesack ist gewöhnlich nicht umfangreich. Er kann spiralig aufgerollt oder auch symmetrisch sein und ist von einer verschieden gestalteten Schale bedeckt. Der Fuss ist gross, gewöhnlich mit flacher Kriechsohle. Der Kopf verschieden gestaltet, oft mit Tentakeln oder Rhinophoren und mit ungestielten Augen. Die unansehnliche Mantelfalte hängt an der rechten Seite des Eingeweidesackes herunter und vermag häufig nicht die unter ihr liegende unpaare Kieme ganz zu bedecken. After in grösserer oder geringerer Entfernung hinter der Kieme. Geschlechtsöffnung (die Tectibranchien sind wie alle Opisthobranchien Hermaphroditen) und äussere Nephridialöffnung auf der rechten Körperseite vor dem After.

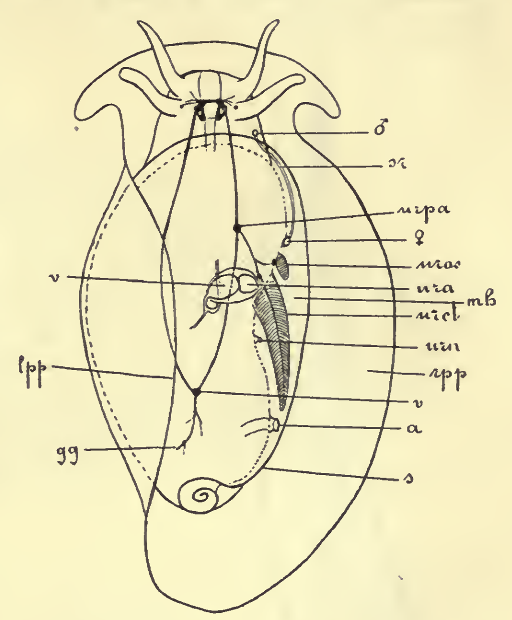


Fig. 427. **Schema eines Opisthobranchiaten aus der Abtheilung der Tectibranchiata.** Bezeichnungen wie früher. Ausserdem: *gg* Ganglion genitale, *s* Schale, ♀ weibliche Genitalöffnung, *lpp*, *rpp* linker und rechter Parapodiallappen, der rechte auf die Seite gelegt.

b) Nudibranchiata.

Der Körper ist äusserlich symmetrisch, der Eingeweidesack nicht bruchsackartig vom Körper abgesetzt, sondern dem mit einer flachen Kriechsohle versehenen Fusse in seiner ganzen Länge aufgelagert und von ihm oft nicht deutlich abgesetzt. Eine deutliche Mantelfalte und eine derjenigen der Tectibranchien entsprechende Kieme fehlt ebenso wie die Schale. Der Kopf ist mit Tentakeln oder Rhinophoren und ungestielten Augen ausgestattet. Der After liegt entweder in der dorsalen Mittellinie oder rechts seitlich. Geschlechtsöffnung und Nierenöffnung auf der rechten Körperseite vor dem After. Die Kiemen finden sich in sehr verschiedener Form, Zahl und Anordnung auf dem Rücken oder an den Seiten des Körpers und haben mit dem typischen Molluskenctenidium morphologisch nichts gemein.

D) Scaphopoda.

Körper symmetrisch, langgestreckt, d. h. Eingeweidesack in dorsoventraler Richtung verlängert, vom röhrenförmigen Mantel complet eingehüllt. Die Mantelhöhle liegt hinten am Körper und verlängert sich

ventralwärts noch so weit, dass die Schnauze und der zurückgezogene Fuss vollständig in ihr geborgen liegt. Die Mantelhöhle steht ausser durch die grössere ventrale Oeffnung noch durch eine dorsale engere Oeffnung mit der Aussenwelt in Verbindung. Schale wie der Mantel röhrenförmig oder besser hoch-kegelförmig, etwas nach vorn gekrümmt, mit den Mantelöffnungen entsprechenden grösserer ventraler und kleinerer dorsaler Oeffnung. Der als tonnenförmige Schnauze entwickelte Kopfabschnitt entbehrt der Augen. Die an seinem ventralwärts

Fig. 428. Fig. 429.

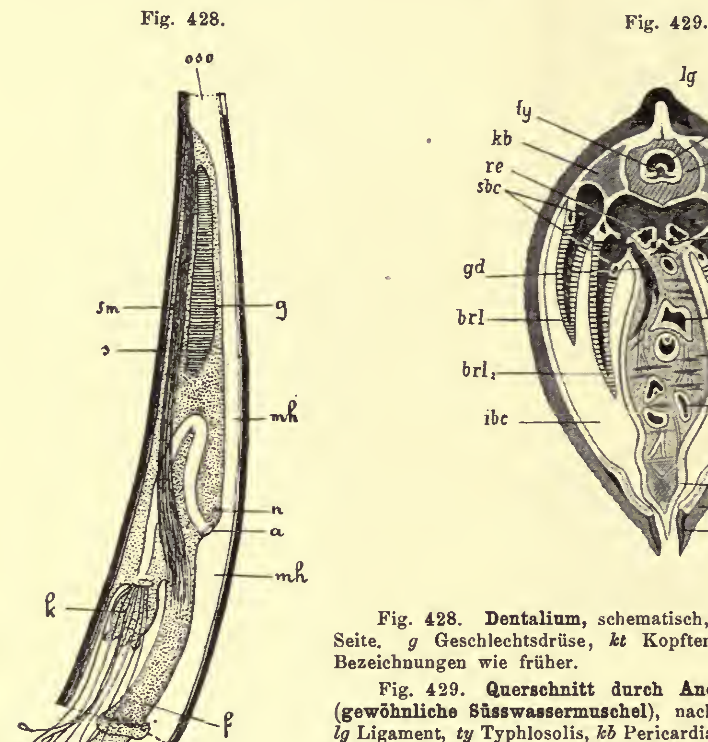


Fig. 428. Dentalium, schematisch, von der linken Seite. *g* Geschlechtsdrüse, *kt* Kopftentakel. Uebrige Bezeichnungen wie früher.

Fig. 429. Querschnitt durch Anodonta cygnaea (gewöhnliche Süsswassermuschel), nach G. B. Howes. *lg* Ligament, *ty* Typhlosolis, *kb* Pericardialdrüse (Keber's Organ). *re* Niere (drüsiger Theil), *sbc* Kammern an der Kiemenbasis, *gd* Ausführungsgang der Gonade, *brl*, brl_2 äussere und innere Kiemenlamelle, *ibc* Mantelhöhle, *s* Schale mit Schalenrand s_1, f_1 Fuss, *pm* Muskel des Mantelrandes, *i* Darm, pl_1 rechte Mantelfalte, *ggl* Gonade, *r* Rectum, *cp* Cerebropedalconnectiv, re_1 nicht-drüsiger Raum der Niere, re_2 Nierenöffnung, *pc* Pericard.

gerichteten Ende gelegene Mundöffnung ist von einem Kranz von blattförmigen Tentakeln umgeben. An der Basis der Schnauze erheben sich zwei Quasten langer, fadenförmiger, contractiler Tentakel, welche nach unten in die Mantelhöhle herunterhängen und aus der ventralen Mantelöffnung weit vorgestreckt werden können. Hinter der Schnauze entspringt vom Körper der cylindrische, musculöse, nach unten vorstreckbare Fuss. Kiemen fehlen. Der After liegt hinten, median über dem Fuss. Die beiden Nephridialöffnungen zu beiden Seiten des Afters. Besondere Geschlechtsöffnungen fehlen (Fig. 428 u. 483).

E) Lamellibranchia.

Der Körper ist bilateral-symmetrisch; von vorn nach hinten etwas verlängert. Das Integument bildet an der rechten und an der linken Seite eine Mantelfalte, welche blattartig ventralwärts weit auswächst, während ihre Basis sich am Rumpfe in seiner ganzen Länge befestigt. Betrachtet man den von der Schale losgelösten Körper einer Muschel von der Seite, so werden die Contouren desselben bei zurückgezogenem Fusse gebildet: dorsalwärts von der dorsalen Mittellinie des Rumpfes, vorn, hinten und unten von dem freien Rande der Mantelfalte. Beide Mantelfalten begrenzen zusammen einen Raum, dessen grösster Querdurchmesser fast immer bedeutend kürzer ist als der dorsoventrale oder

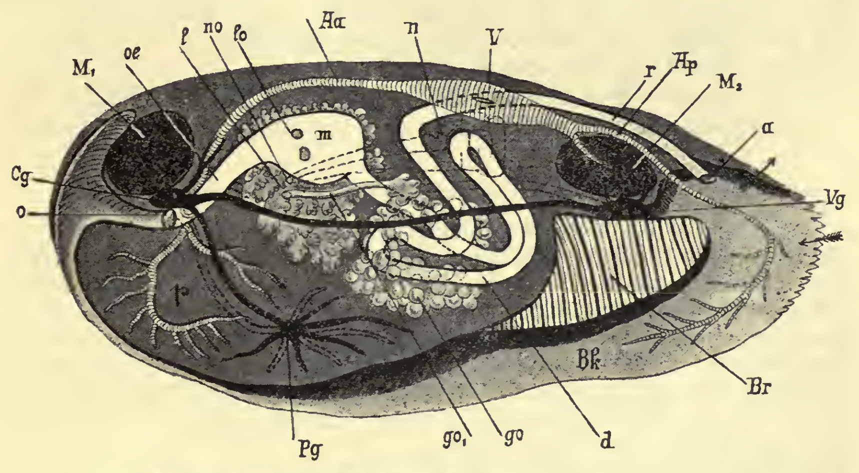


Fig. 430. **Anatomie von Unio (Margaritana) margaritiferus,** von der linken Seite, nach Leuckart und Nitsche. *o* Mund, *Cg* Cerebralganglion, M_1 vorderer Schliessmuskel, *oe* Oesophagus, *l* Verdauungsdrüse (Leber), *no* Nephridialöffnung, *lo* Oeffnungen der Verdauungsdrüse in den Magen *m*, *Aa* Aorta anterior, *n* Nephridium, Konturen durch punktirte Linien angegeben, *V* Herz, *r* Enddarm, *Ap* Aorta posterior, M_2 hinterer Schliessmuskel, *a* After, *Vg* Visceralganglion, *Br* Kieme, *Bk* Mantelhöhle, *go* Gonade mit Ausführungsgang go_1, *Pg* Pedalganglion, *p* Fuss. Die Pfeile deuten die Richtung an, in welcher das Wasser in die Mantelhöhle ein- und aus ihr austritt.

der Längsdurchmesser; das heisst, das Thier mit dem Mantel ist seitlich zusammengedrückt. In die erwähnte Mantelhöhle ragt vom Rumpfe herunter ein grosser, etwas nach vorn gerichteter, musculöser Fortsatz, der zwischen den freien Mantelrändern vorgestreckt werden kann, der Fuss. Auch der Fuss ist seitlich abgeplattet. Sein freies Ende ist in gewissen Fällen, die, obschon die Ausnahme bildend, besonders hervorgehoben zu werden verdienen, abgeplattet, d. h. er besitzt dann eine flache Sohle. Der Rumpf mit seinen zwei Mantelfalten sondert an der äusseren Oberfläche eine zweiklappige Schale ab, welche den ganzen Körper bedeckt. Die eine Schalenklappe liegt rechts. die andere links von der Medianebene. Beide sind einander spiegelbildlich gleich. Eine jede hat dieselben Umrisse wie der Rumpf mitsammt der Mantelfalte ihrer Körperseite. Die beiden Schalenklappen articuliren mit einander am Rücken und klaffen vorn unten und hinten. Zwei starke Muskeln

(Adductoren, Schliessmuskel der Schale) verlaufen quer von der einen Schalenklappe zur gegenüberliegenden. Sie dienen bei ihrer Contraction zum vollständigen Verschliessen der Schale. Der eine liegt vorn, der andere hinten am Rumpfe. Beide erzeugen an der Innenfläche der Schalenklappen, wo sie sich anheften, Eindrücke, die an losgelösten Schalen immer deutlich zu erkennen sind.

Der Mund liegt unter dem vorderen Schliessmuskel, zwischen diesem und der vorderen Basis des Fusses. Der After liegt hinter dem hinteren Schliessmuskel. Ein gesonderter Kopfabschnitt fehlt. Jederseits neben dem Mund trägt der Rumpf zwei blattförmige Fortsätze, die Mundlappen. An der Insertionslinie des Fusses, in der Mantelhöhle, verläuft jederseits am Rumpfe in seinem mittleren und hinteren Theile eine Längsleiste, auf welcher in zwei Längsreihen zahlreiche lange Kiemenblättchen sich erheben. Es liegt also jederseits in der Mantelhöhle eine Kieme, von der Gestalt einer Feder, deren Schaft der Länge nach am Körper befestigt wäre (Fig. 429, 430 u. a.).

Die äussere Organisation kann sich in den verschiedenen Abtheilungen der Lamellibranchier sehr weit von diesem Schema entfernen.

F) Cephalopoda.

Der Körper ist bilateral-symmetrisch. Der Eingeweidesack ist gross, häufig in dorsoventraler Richtung stark verlängert, mehr oder weniger deutlich abgesetzt von dem Kopfe, der seinerseits von dem in eigenthümlicher Weise umgestalteten Fusse allseitig zur Bildung eines Kopffusses umwachsen ist. Der Fuss ist nämlich in verschieden zahlreiche Fortsätze (Arme, Tentakel) ausgezogen, die den Mund in einem Kranze umstellen und die hauptsächlich zum Erhaschen und Festhalten der Beute dienen. Man muss den Körper eines Cephalopoden so orientiren, dass die Spitze des Eingeweidesackes (die ein Laie für das hintere Körperende halten würde) zu oberst liegt, also den höchsten Punkt des Rückens bildet, der Kopf mit seinen Fangarmen aber zu unterst liegt. Man kann also am Eingeweidesack sowohl als an dem mit dem Kopfe vereinigten, in die Fangarme ausgezogenen Fusse ein Vorn (dem Laien ist das oben), ein Hinten (dem Laien ist das unten), ein Rechts und Links unterscheiden. Dem in die vergleichende Anatomie der Mollusken nicht Eingeweihten wird diese Art der Orientirung deshalb anfangs paradox erscheinen, weil die normale Stellung einiger bekannter Cephalopoden im Wasser damit nicht übereinstimmt. Eine Sepia z. B. schwimmt so im Wasser oder liegt so auf dem Grunde, dass die vordere, stärker pigmentirte Seite des Eingeweidesackes und des Kopffusses oben, die hintere unten liegt. Beistehende schematische Zeichnung dient zur morphologischen Orientirung des Körpers. Vergleichend-anatomisch ist diese natürlich allein maassgebend (Fig. 431).

Am Kopffuss befindet sich rechts und links ein hoch entwickeltes Auge und in seiner Nähe eine Geruchsgrube.

Die Mantelfalte hängt hinten vom Eingeweidesack herunter und bedeckt eine geräumige Mantel- oder Kiemenhöhle, die über dem Kopffuss am freien Rande der Mantelfalte durch die Mantelspalte mit der Aussenwelt communicirt. Im Grunde der Mantelhöhle finden sich 2 oder 4 symmetrisch angeordnete Kiemen. In die Mantelhöhle öffnen sich ferner der median gelegene After und die Oeffnungen der Ge-

schlechtsorgane und Nephridien. An der hinteren und unteren Seite des Eingeweidesackes erheben sich zwei symmetrisch gestaltete Lappen, die sich so aneinanderlegen, dass sie zusammen ein Rohr bilden, den sogenannten Trichter, dessen eine Oeffnung in der Mantelhöhle liegt, während die andere ausserhalb der Mantelhöhle unter der Mantelspalte frei zu Tage tritt. Das Athemwasser, das in die Mantelhöhle durch die Mantelspalte eingedrungen ist, gelangt durch die in der Mantelhöhle liegende Oeffnung des Trichters in diesen letzteren hinein und durch dessen untere freiliegende Oeffnung wieder nach aussen. Den Weg des Trichters benutzen auch die Fäcalmassen, die Excrete und Geschlechtsproducte und das Secret des Tintenbeutels, um den Körper zu verlassen.

Ursprünglich besassen wohl alle Cephalopoden eine Schale, welche den ganzen Eingeweidesack mitsammt der Mantelfalte bedeckte. Bei den heute lebenden Cephalopoden ist die Schale selten in dieser Weise entwickelt, vielmehr meist rudimentär oder gänzlich in Wegfall gekommen. Die lebenden Cephalopoden zerfallen in zwei scharf getrennte Abtheilungen, die Tetrabranchiata und die Dibranchiata.

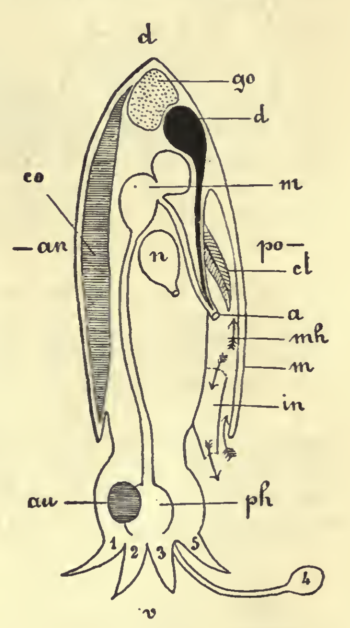


Fig. 431. **Schema von Sepia,** Medianschnitt von der linken Seite. *v* Ventral (physiologisch vorn), *d* dorsal (physiologisch hinten), *an* vorn (physiologisch oben), *po* hinten (physiologisch unten), 1, 2, 3, 4, 5 die 5 Arme der linken Seite, *au* Auge, *co* innere Schale, *go* Gonade, *d* Farbstoffdrüse = Tintenbeutel, *m* Magen, *n* Niere, *ct* Kieme (Ctenidium), *a* After, *mh* Mantelhöhle, *in* Trichter. Die Pfeile bezeichnen den Weg des Athemwassers.

Die Tetrabranchiata (Nautilus, Fig. 432)

besitzen eine in der Symmetrieebene, und zwar nach vorn (exogastrisch), eingerollte Schale, die durch Scheidewände in aufeinander folgende Kammern zerfällt. Das Thier sitzt in der grössten, letzten Kammer. Die übrigen Kammern enthalten Gas. Die Scheidewände, welche die aufeinander folgenden Kammern trennen, sind in ihrer Mitte durchbohrt zum Durchtritt eines Sipho, welcher alle Kammern durchzieht und sich am Eingeweidesack des Nautilus befestigt. Der Theil des Fusses, welcher den Mund umgiebt, ist in zahlreiche Tentakel ausgezogen, welche in besondere Scheiden zurückgezogen werden können.

Der vorderste Theil des Fusses, der vor und über dem Kopfe liegt, ist zu einem concaven Lappen, der sogenannten Kopfkappe, verbreitert, welche dem vorderen Theil der Wohnkammer der Schale aussen anliegt und welche bei zurückgezogenen Tentakeln die Mündung der Schale verschliessen kann. Die Kopfkappe trägt 2 Tentakel. Jederseits am Kopfe liegt das Auge.

Die Mantelfalte geht über dem Kopffuss um den ganzen Körper herum. Zu Seiten des Körpers ist sie nur kurz, vorn und oben aber

bildet sie einen ansehnlichen Lappen, welcher in der in der Fig. 416 dargestellten Weise auf die Schale zurückgeschlagen ist. Hinten bedeckt die Mantelfalte eine sehr tiefe, die ganze hintere Seite des Eingeweidesackes einnehmende Mantelhöhle. Der Trichter besteht aus zwei völlig getrennten seitlichen Lappen (Epipodiallappen), von denen der eine mit seinem freien Rande sich so über den freien Rand des andern hinwegschiebt, dass beide eine unten und oben offene Röhre bilden, ähnlich einem von einem Blattwickler zusammengerollten Pflanzenblatte. Wie wir später sehen werden, stellt dieser Trichter einen Theil des Fusses dar. In der Tiefe der Mantelhöhle erheben sich auf dem Eingeweidesack zwei Paar federförmige Kiemen, ein oberes und ein unteres Paar. Ferner finden sich hier 9 Oeffnungen innerer Organe, eine unpaare Oeffnung in der Mitte: die Afteröffnung, und paarige Oeffnungen: nämlich die 2 Oeffnungen der Geschlechtsorgane, die 4 Oeffnungen der Nephridien und die 2 Visceropericardialöffnungen. Die Lage dieser Oeffnungen illustriren die Abbildungen Fig. 460 u. 461.

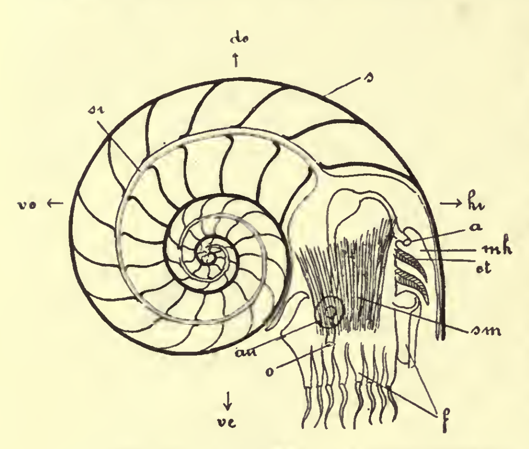


Fig. 432. **Schema von Nautilus**, von der linken Seite. *ve* Ventral, *do* dorsal, *vo* vorn, *hi* hinten, *f* Fuss (Tentakel + Trichter), *sm* Schalenmuskel, *ct* Ctenidien, *mh* Mantelhöhle, *a* After, *s* Schale, *si* Sipho, *au* Auge, *o* Mund.

Die Dibranchiata

besitzen — mit Ausnahme des Weibchens von Argonauta, welchem eine äussere ungekammerte Schale zukommt — entweder nur eine innere Schale, welche an der Vorderseite des Eingeweidesackes, von einer Duplicatur des Integumentes bedeckt, liegt, oder sie besitzen überhaupt keine Schale. Der Eingeweidesack ist bald plump, beutelförmig — bei den Formen mit vorwiegend kriechender Lebensweise (Fig. 421) — bald in dorsoventraler Richtung stark verlängert, von vorn nach hinten abgeplattet, oben zugespitzt auslaufend — bei den guten Schwimmern (Fig. 418). Bei diesen ist er überdies meist von einem flossenartigen Hautsaume umgürtet, welcher die Grenze zwischen der vorderen und hinteren Seite des Eingeweidesackes markirt.

Der Kopffuss ist meist vom Eingeweidesack deutlich abgesetzt, er trägt rechts und links die wohl entwickelten Augen. Den Mund umstellen 8 oder 10 Fangarme, die an ihrer unteren, dem Munde zugekehrten Seite mit Saugnäpfen besetzt sind.

Die Mantelfalte bedeckt fast die ganze hintere Fläche des Eingeweidesackes, so dass hier eine sehr tiefe und geräumige Mantelhöhle zu Stande kommt. Auf die Seitentheile und auf die Vorderseite des Eingeweidesackes setzt sich die Mantelfalte nur als wenig breiter Saum fort, der unmittelbar über dem Kopffuss eine nicht tiefe Rinne oder Furche bedeckt.

Die beiden Seitenlappen des Trichters der Tetrabranchiaten sind bei den Dibranchiaten an ihren freien Rändern zu einem oben und unten offenen Rohre verwachsen. In der Mantelhöhle liegen nur 2 Kiemen, eine auf der rechten und eine auf der linken Seite. Auf dem Eingeweidesack — immer in der Mantelhöhle — finden wir in der Nähe der oberen Oeffnung des Trichters die Oeffnungen der inneren Organe: After, Mündung des Tintenbeutels, Genital- und Nephridialöffnung. Näheres über Zahl und Lage dieser Oeffnungen weiter unten.

III. Haut, Mantel, Eingeweidesack.

Den ganzen Körper überzieht ein einschichtiges Körperepithel, welches an den nicht von der Schale bedeckten Theilen überall oder doch in grosser Ausdehnung bewimpert sein kann. Es ist sehr reich an Drüsen, die fast ausschliesslich dem einzelligen Typus angehören und theils im Epithel selbst liegen, theils aus demselben in das darunterliegende Gewebe verlagert sind, ihren Ausführungsgang aber zwischen die Epithelzellen hineinschicken.

Man unterscheidet als Lederhaut die unmittelbar unter dem Körperepithel liegenden Gewebe (Bindegewebe, Muskelfasern). Doch ist diese Lederhaut gegen die tiefer liegenden Gewebe und Organe durchaus nicht scharf abgegrenzt. Das Pigment findet sich fast immer in subepithelialen Bindegewebszellen.

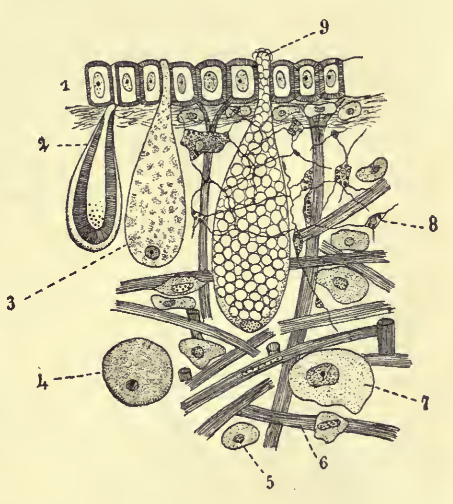


Fig. 433. Schnitt durch die Haut von Daudebardia rufa, nach PLATE. 1 Körperepithel, 2, 3, 9 verschiedene Formen einzelliger Drüsen, 4 kuglige Pigmentzellen, 5, 7 unpigmentirte Bindegewebszellen, 6 Muskelfasern, 8 verästelte und anastomosirende, pigmentführende Bindegewebszellen.

A) Placophora.

Schema der äusseren Organisation p. 595.

Auf dem Rücken von Chiton finden sich 8 hintereinander liegende Schalenstücke (Fig. 385), die dachziegelförmig so übereinander greifen, dass der hintere Rand eines Stückes den vorderen Rand des nächst hinteren bedeckt. Jedes Schalenstück besteht aus zwei übereinander liegenden Schichten. Die äussere, d. h. obere, welche am Rücken frei zu Tage tritt, hat den Namen des Tegmentum erhalten, die untere, verborgene heisst Articulamentum. Gewöhnlich ist das Tegmentum nur am vordersten Schalenstück so gross wie das ihm unten anliegende Articulamentum. Bei den folgenden Schalenstücken ist das Articulamentum grösser und ragt seitlich und vorn über das darüber liegende Tegmentum hinaus. Diese zwei Verlängerungen, als Apophysen bezeichnet, schieben sich unter

das nächstvorhergehende Schalenstück. Zwischen beiden Schichten findet sich eine Gewebslage, welche eine Fortsetzung des Rückenintegumentes darstellt. Das Tegmentum ist von grösseren und kleineren Kanälen durchsetzt, welche sich an seiner Oberfläche durch in charakteristischer Weise angeordnete Poren öffnen. (Ueber die Beziehungen dieser Kanäle und Poren zu eigenthümlichen Tastorganen und Augen auf der Schale der Chitonen vergleiche das Kapitel: Sinnesorgane.) Das Tegmentum besteht aus einer hornigen oder chitinigen Grundsubstanz, die als Cuticularbildung zu betrachten ist und die mit Kalksalzen imprägnirt ist. Das Articulamentum ist compact, nicht von Kanälen durchsetzt, mit wenig organischer Grundsubstanz und viel Kalksalzen. Es allein entspricht der Schale der übrigen Mollusken, während das Tegmentum als eine verkalkte, sich den Chitonschalen (Articulamenta) auflagernde Cuticula, als eine Fortsetzung der Cuticula des Integumentes der Zone, welche die 8 Schalenstücke rings umgiebt, aufzufassen ist. Die Zone trägt chitinige oder verkalkte Stacheln, Borsten, Schuppen, Körner etc. in für die verschiedenen Arten und Gattungen verschiedener Form und Anordnung.

Jeder Stachel nimmt gewöhnlich als rundes Bläschen seinen Ursprung im Innern einer Epithelpapille des Integumentes über einer sich durch besondere Grösse auszeichnenden Bildungszelle (Fig. 434). In dem Maasse als der Stachel wächst, wird er von den neu sich erzeugenden Schichten der Cuticula in die Höhe gehoben. Die Bildungszelle erhält sich an seiner Basis, bleibt aber mit der Epithelpapille durch einen sich immer mehr verlängernden Plasmafortsatz in Zusammenhang, der sich mit einer besondern kernhaltigen Scheide umgeben kann. Bei den ausgebildeten Stacheln findet man den Rest der Bildungszelle immer noch als sogenanntes Endkölbchen an ihrer Basis.

Es giebt aber auch Stacheln und ganz besonders flachere, schuppen- oder plattenartige Kalkbildungen im Integument der Chitonen, welche nicht je von einer einzigen grossen Bildungszelle, sondern wahrscheinlich von mehreren im Grunde einer Epithelpapille erzeugt werden.

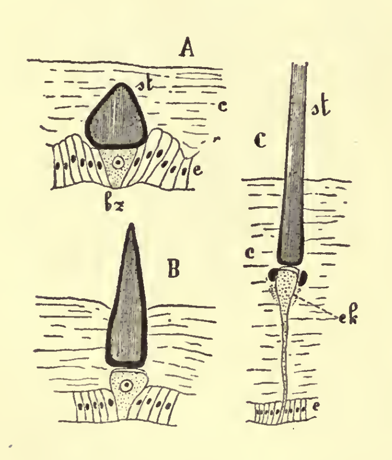


Fig. 434. *A*, *B*, *C* 3 Stadien der Stachelentwickelung von Chiton, nach Blumrich, schematisirt. *st* Stachel, *bz* Bildungszelle des Stachels, *e* Körperepithel, *c* dicke, vom Körperepithel abgesonderte Cuticula, *ek* Endkölbchen (Rest der Bildungszelle).

Wie wir vorhin das Tegmentum nur als einen besonderen, dem Articulamentum aufgelagerten Theil der allgemeinen Körpercuticula aufgefasst haben, so können wir in dem letztern selbst ein Homologon der Kalkstacheln, Kalkschuppen etc. erkennen, welche in dem Mantelintegument zur Entwickelung gelangen. Die Articulamenta wären dann nur stark vergrösserte und verbreiterte Kalkschuppen.

Diese Ansicht führt schliesslich zu der Annahme, dass die Schale (wenn der Ausdruck für diesen Fall erlaubt wäre) der Mollusken ursprünglich aus isolirten Kalknadeln oder Stacheln bestand, die in einer dicken Cuti-

cula eingeschlossen und aus dieser hervorragend in ähnlicher Weise entwickelt waren, wie bei Proneomenia, Neomenia etc., vergl. p. 608.

Bei Cryptochiton ist die Schale eine innere, d. h. vollständig von einer über ihr von allen Seiten zusammenwachsenden Duplicatur des Integumentes bedeckt. Sie besteht ausschliesslich aus dem Articulamentum, indem das ganze Integument des Rückens von einer gleichmässigen Cuticula überzogen ist, welche also kein Tegmentum bildet.

Wenn wir bei Chiton von einer Mantelfalte sprechen wollen, so können wir darunter nur die Randzone des Körpers verstehen, welche auf der Bauchseite den Kopf und Fuss umkreist und im Umkreis des Kopfes und Fusses die Kiemenrinne begrenzt, durch welche sie scharf von diesen Organen abgegrenzt wird. Wie dieser Mantel (dessen Rückenseite man Zone nennt) dorsalwärts grössere Stacheln, Borsten, Schuppen etc. trägt, so kann er auf der Unterseite mit kleinen, dichtstehenden Stacheln besetzt sein. Der übrige Theil des Integumentes ist nackt und von einem einfachen Epithel bedeckt.

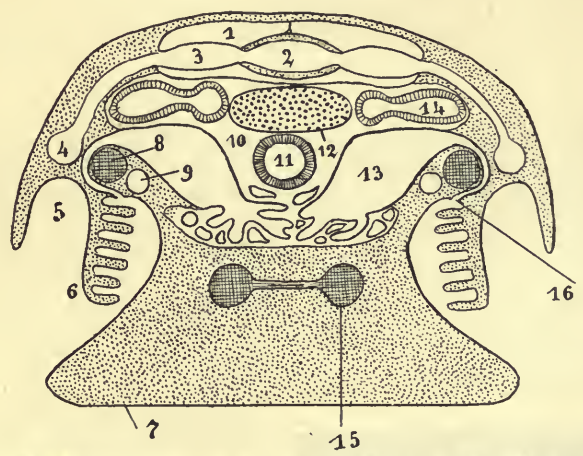


Fig. 435. Querschnitt durch Chiton, in der Gegend der Nephridialöffnungen, sehr stark schematisirt, nach SEDGWICK, etwas modificirt. 1 Pericard, 2 Herzkammer, 3 Vorhof, 4 „Kiemenvene", 5 Kiemenfurche (Mantelhöhle), 6 Kieme (Ctenidium), 7 Fuss, 8 Pleurovisceralstrang, 9 „Kiemenarterie", 10 secundäre Leibeshöhle, 11 Darm, 12 hinterster, sich dem Pericard unterlagernder Theil der Gonade, 13, 14 die beiden hintern Schenkel des Nephridiums, von denen der eine (13) in die Kiemenfurche (bei 16) mündet, der andere mit dem Pericard in (nicht dargestellter) Verbindung steht, 15 Pedalstränge.

Von grosser Bedeutung für den Vergleich der äusseren Organisation der Placophoren mit derjenigen der Solenogastres ist die Gattung Chitonellus. Der Körper von Chitonellus ist nicht dorsoventral abgeplattet wie der von Chiton, sondern annähernd cylindrisch, immerhin mit abgeflachter Bauchseite (Fig. 436), in deren Medianlinie eine Längsfurche verläuft. Ein Fuss ist äusserlich nicht sichtbar, er befindet sich nämlich in stark reducirtem Zustande in der Tiefe der medianen Furche und besitzt selbst in seiner ventralen Mittellinie eine Furche, welche seine schmale, contrahirte Sohle darstellt. Die flache Bauchseite stellt also den Mantel dar. In der engen Spalte jederseits zwischen Mantel und Fuss liegen in der hinteren Körperhälfte die Kiemen. Der seitliche Körperrand der Chitonen ist bei Chitonellus nur noch an einer stumpfen

Kante kenntlich, welche, wie man auf dem Querschnitt sieht, fast ausschliesslich durch eine hier vorhandene starke Verdickung der Cuticula hervorgerufen wird.

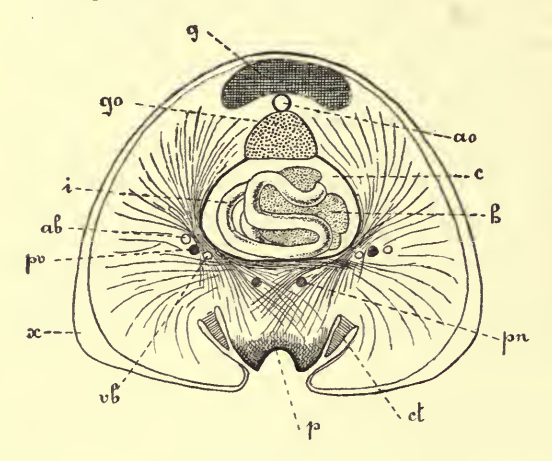
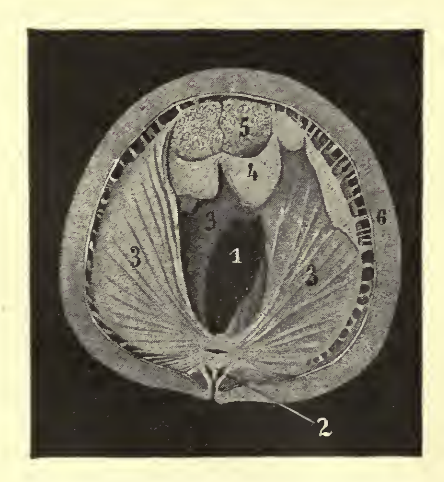


Fig. 436. **Querschnitt durch Chitonellus**, schematisch. Unter Benutzung von Figuren von PELSENEER und BLUMRICH. *g* Schale (Articulamentum), *go* Gonade, *i* Darm, *ab*, *vb* Kiemenvenen und Kiemenarterien, *pv* Pleurovisceralstrang, *x* seitliche, ventrale Verdickung der Cuticula, *p* Fuss, *ct* Ctenidium, *pn* Pedalstränge, *h* Verdauungsdrüse (Leber), *c* secundäre Leibeshöhle, *ao* Aorta.

B) Solenogastres.

Bei den Solenogastres (Aplacophoren), deren äussere Organisation p. 596 schon hinreichend geschildert worden ist, fehlt die Schale vollständig. Dagegen ist die vom Körperepithel abgesonderte Cuticula rings um den Körper herum meist ausserordentlich dick (Fig. 437). Sie enthält Kalkspicula, die frei nach aussen vorragen können. Aehnlich wie die Stacheln der Polyplacophoren stecken sie mit ihren basalen Enden in zelligen Bechern, die durch einen kernhaltigen Stiel mit dem an der Basalfläche der Cuticula liegenden Körperepithel zusammenhängen. Die Bildung und das Wachsthum der Spicula geht zweifellos von diesen Bechern aus. Der Fuss ist, wie wir gesehen haben, auf eine schmale, bewimperte Längsleiste reducirt, welche sich im Grunde der medioventralen Längsfurche erhebt. Von einem Mantel können wir hier kaum mehr sprechen, wenn wir nicht die die Längsfurche seitlich begrenzenden Integumenttheile mit diesem Namen belegen wollen.



Bei Chaetoderma schliesslich ist der Fuss ganz verkümmert und auch die medio-ventrale Furche fehlt vollständig.

Wir werden noch öfter Gelegenheit haben, zu zeigen, dass man die Placophoren und die Solenogastres wegen einer ganzen

Fig 437. **Querschnitt durch Proneomenia Sluiteri in der Gegend des Mitteldarmes.** 1 Mitteldarm, 2 rudimentärer Fuss, 3 in den Mitteldarm vorspringende Septen, 4 Hodentheil der Gonade, 5 Ovarialtheil der Gonade, 6 dicke, vom Körperepithel abgesonderte Cuticula.

Reihe zweifellos ursprünglicher Organisationsverhältnisse an den Anfangspunkt des Molluskenstammes stellen muss. In einigen Beziehungen zeigen die Solenogastres vielleicht noch ursprünglichere Verhältnisse als die Polyplacophoren, und man glaubte auch in der wurmförmigen Körpergestalt, in der geringen Entwickelung des Mantels, des Fusses und der Kiemen ursprüngliche Verhältnisse erblicken zu dürfen. Mit neueren Autoren sind wir anderer Meinung und erblicken in den erwähnten äusseren Organisationsverhältnissen eher die Folge einer secundären Anpassung des Körpers an die Lebensweise im Schlamme. (Die meisten Solenogastres sind Schlammthiere.) Schale, Mantel, Kiemen und Fuss sind für die Mollusken so absolut charakteristisch, dass wir sie bei einer gemeinsamen Stammform annehmen müssen.

Die Reihe Chiton, Chitonellus, Neomenia, Chaetoderma ist daher für uns eine Reihe, welche nicht das Auftauchen und die Weiterentwickelung, sondern das fortschreitende Sichverwischen und Verschwinden typischer Molluskencharaktere illustrirt.

C) Gasteropoda.

Vergleiche die Schemata der äusseren Organisation p. 596—599.

Haut.

Ganz besonders reich an Drüsen: Schleimdrüsen, Farbdrüsen und Kalkdrüsen, ist der freie Mantelrand, von welchem ganz vorwiegend die Bildung und das Wachsthum der Schale ausgeht.

Das Körperepithel trägt besonders bei den im Wasser lebenden Schnecken auf grösseren oder kleineren Bezirken Cilien. Bei manchen Nacktschnecken unter den Opisthobranchiern ist sogar die ganze Körperoberfläche bewimpert.

Die besonders bei Nudibranchiern auffällige Färbung und Zeichnung der Haut wird hervorgerufen durch Pigmentzellen, die seltener im Epithel, häufiger in der Cutis ihren Sitz haben.

Wo eine compacte Schale fehlt, können Kalkkörper, Kalknadeln etc. zerstreut in der Cutis vorkommen.

Bei mehreren Nudibranchiern hat man Nesselzellen in der Haut beobachtet.

Mantel, Eingeweidesack.

Die Mantelfalte ist im allgemeinen bei den Gasteropoden wohl entwickelt und bedeckt eine geräumige Mantelhöhle. Wo sie unansehnlich ist oder ganz fehlt, handelt es sich nicht sowohl um ursprüngliche, als vielmehr um abgeleitete Verhältnisse.

1. Prosobranchiata.

Bei den Prosobranchiern entwickelt sich die Mantelfalte an der Vorderseite des Eingeweidesackes und bedeckt hier eine geräumige Mantelhöhle. Sie erstreckt sich ausserdem meist noch als eine kragenförmige, wenig breite Ringfalte rings um die Basis des Eingeweidesackes herum.

Bei den symmetrischen Fissurelliden ist die Mantelhöhle kurz. Sie öffnet sich in ihrem hinteren und dorsalen Theil durch ein Loch in der Mantelfalte, welches dem auf der Spitze der Schale befindlichen Loche entspricht, nach aussen. Der Mantel bildet um das Loch herum eine kurze aus der Schalenöffnung hervortretende Ringfalte, die gefranst ist. Die Fransen sind Sitz eines feinern Tastgefühls. Das Athemwasser tritt

durch die schlitzförmige Oeffnung unter dem freien Rande der Mantelfalte, über dem Nacken, in die Mantelhöhle ein und strömt durch das eben erwähnte Loch wieder nach aussen ab. Denselben Weg nehmen die Excremente, welche aus dem unmittelbar hinter dem Loche in der Mantelhöhle liegenden Rectum heraustreten. Bei Rimula ist das Loch in Schale und Mantel etwas nach vorne gerückt und liegt auf der Vorderseite der Schale zwischen Spitze und Schalenrand. Bei Emarginula ist die Mantelfalte vorne gespalten. Die diesen Mantelspalt umgebenden Ränder legen sich aber beim lebenden Thier so in Falten, dass sie einen röhrenförmigen Sipho bilden, der aus dem marginalen Schalenschlitz vorgestreckt wird. Parmophorus hat keine zweite Oeffnung der Mantelhöhle mehr. Der seitliche Mantelrand ist bei dieser Gattung stark verbreitert und vom Schalenrande her dorsalwärts auf die äussere Oberfläche der Schale zurückgeschlagen, so dass also der grösste Theil der Schale aussen von den zwei seitlichen Verbreiterungen der Schale bedeckt ist.

Bei Haliotis ist die Mantelhöhle durch die colossale Entwickelung der rechtsseitig gelegenen Colummellarmuskeln auf die linke Seite verschoben. Die Mantelfalte zeigt einen tiefen Schlitz oder Spalte, die vom freien Rande her bis gegen den Grund der Mantelhöhle reicht. Dieser Mantelschlitz liegt unter der für Haliotis charakteristischen Reihe von Schalenlöchern, durch welche das Athemwasser nach aussen abfliesst. Die Ränder des Mantelschlitzes legen sich in den Intervallen zwischen den aufeinander folgenden Schalenlöchern aneinander, weichen dagegen unter jedem Schalenloche zur Herstellung einer freien Communication der Mantelhöhle mit der Aussenwelt auseinander. Sie tragen 3 tentakelförmige Fortsätze, welche aus den Schalenlöchern frei nach aussen vorgestreckt werden. Der After liegt immer unter dem hintersten, offenen Schalenloch. Der den Körper umsäumende Mantelsaum weicht in zwei frei vorstehende, wenig breite Lamellen auseinander, so dass ein Falz zur Aufnahme des Schalenrandes gebildet wird.

Den Trochiden, Turbiniden, Neritiden und fast allen Monotocardiern fehlt eine zweite Mantelöffnung oder ein Mantelschlitz.

Bei den Docoglossa (Patella etc.) bildet die Mantelfalte einen Ringsaum um den flach-kegelförmigen Eingeweidesack herum. Dieser Mantel bedeckt rings den Rand des fast kreisrunden, breitsöhligen Fusses. Sie ist auch bei den Docoglossen vorn, wo sie Kopf und Nacken bedeckt, am breitesten, d. h. hier ist die von ihr bedeckte Mantelhöhle oder Mantelfurche am tiefsten.

Der Eingeweidesack der Monotocardier ist fast durchgängig vom übrigen Körper deutlich bruchsackartig abgeschnürt und spiralig aufgerollt. Die Mantelhöhle hat die typische Lage. Auf der linken Seite verlängert sich der freie Rand der Mantelfalte bei zahlreichen Monotocardiern derart, dass er eine mehr oder weniger weit (oft sehr weit) nach vorn vorragende Falte bildet, deren Ränder sich nach unten zur Bildung einer Röhre oder Halbröhre zusammenkrümmen, die als Sipho bezeichnet wird. Durch den Sipho strömt das Athemwasser in die Mantelhöhle. Meist lässt sich schon an der Schale erkennen, ob ein Sipho vorhanden ist oder nicht, indem bei den meisten mit einem Sipho ausgestatteten Monotocardiern der Schalenrand an der Spindel einen Einschnitt besitzt oder sich hier zu dem sogenannten Kanal oder Schnabel verlängert, in welchem der Sipho seinen Platz findet. Die Länge des Schalenkanals braucht übrigens nicht der Länge des Siphos zu entsprechen.

Man hat sogar die Monotocardier nach dem Vorhandensein oder Fehlen eines Sipho in die beiden Gruppen der Siphoniata oder Siphonostomata und der Asiphoniata oder Holostomata eingetheilt, eine künstliche Classification, da bei unstreitig nahe verwandten Formen Siphonen vorkommen oder fehlen können.

Bei der Mehrzahl der Monotocardier ist die Schale äusserlich nicht vom Mantel bedeckt. Doch giebt es auch Abtheilungen, bei denen die Mantelränder sich auf die Aussenseite der Schale umschlagen und schliesslich so weit über die Schale nach dem Rücken zu emporwachsen, dass sie über der Schale verwachsen. Dann ist aus der äusseren Schale eine innere geworden.

Bei den Harpidae unter den Rhachiglossa ist der Mantel über den Spindelrand der Schale zurückgeschlagen. Bei den Marginelliden bedeckt er einen grossen Theil der äusseren Oberfläche der Schale. Dasselbe gilt unter den Taenioglossa für Pirula, die meisten Cypraeiden und die Lamellariden. Speciell bei Lamellaria ist die Schale vollständig vom Mantel umwachsen. Auch bei Stilifer unter den Eulimiden ist die Schale äusserlich in geringerer oder grösserer Ausdehnung von einer Ausbreitung des Mantels bedeckt.

Der Mantelrand kann gefranst oder gekerbt oder (Cypraeidae) mit warzenförmigen, tentakelförmigen oder verästelten Anhängen versehen sein.

2. Pulmonata.

Die Verhältnisse des Eingeweidesackes und der Mantelfalte bieten, ebenso wie die damit eng zusammenhängenden Schalenverhältnisse, bei den Pulmonaten grosses Interesse. Auf der einen Seite Formen, wie Helix, mit grossem, bruchsackartig entwickeltem, spiralig aufgerolltem Eingeweidesack und ansehnlicher, eine geräumige Mantelhöhle bedeckender Mantelfalte — auf der andern Seite Formen, wie Onchidium, ohne gesonderten Eingeweidesack, ohne deutliche Mantelfalte, ohne Schale: Schalenschnecken mit spiralig gewundener Schale (Gehäuse), in welcher der ganze Körper Platz finden kann, schalenlose Nacktschnecken ohne Eingeweidesack. Zwischen beiden Extremen zahlreiche Uebergänge. Solche Uebergänge von Schalenschnecken zu Nacktschnecken finden sich sogar innerhalb verschiedener natürlicher Abtheilungen der Pulmonaten. Ich will einige charakteristische Typen herausgreifen.

Helix (Fig. 396 A, 455). Eingeweidesack gross, spiralig aufgerollt, von einer spiraligen Schale bedeckt, die geräumig genug ist, um den ganzen Körper mit Leichtigkeit beherbergen zu können. Die Mantelfalte bedeckt eine vorn am Eingeweidesack liegende Athemhöhle (Lungenhöhle). Ihr freier, verdickter, drüsiger Rand verwächst — und das ist charakteristisch für die Pulmonaten — mit dem benachbarten dorsalen Integument des Nackens, bis auf eine rechts gelegene, offen bleibende Stelle, das Athemloch, durch welches die Communication zwischen Athemhöhle und Aussenwelt hergestellt wird. (Bei den Pulmonaten mit linksgewundener Schale liegt das Athemloch links.) In unmittelbarer Nähe des Athemloches, mit demselben, öffnet sich der Enddarm und die Niere nach aussen.

Bei manchen Arten der Gattung Vitrina vermag die Schale nicht das ganze zurückgezogene Thier in sich aufzunehmen. Die Mantelfalte überragt vorn die Schale und besitzt einen nach rückwärts auf die Schale zurückgeschlagenen Fortsatz, der zum Reinigen der Schale dient.

Bei Daudebardia (Helicophanta) (Fig. 396 B) ist der Eingeweidesack und mit ihm die Schale im Vergleich zum übrigen Körper sehr viel kleiner als bei Vitrina. Das Thier kann nicht in der Schale geborgen werden. Der Eingeweidesack beginnt sich zu verstreichen, gewissermaassen in die Rückenseite des Fusses aufgenommen zu werden. Er liegt weit hinten am Körper, das Athemloch befindet sich auf seiner rechten Seite.

Aehnliche Verhältnisse zeigt die Gattung Homalonyx, deren ganz niedriger Eingeweidesack auf der Mitte des Rückens liegt. Das Athemloch liegt am rechten Mantelrande. Die ohrförmige flache Schale steckt mit ihrem Rande in der Mantelfalte. Daudebardia und Homalonyx haben schon ganz den Habitus von Nacktschnecken.

Bei Testacella (Fig. 438 u. 439) kann man kaum noch von einem Eingeweidesack sprechen. Das Einzige, was von ihm übrig geblieben ist, ist ein kleiner Mantel am Hinterende des Körpers auf der Rückenseite, welcher von einer ohrförmigen Schale bedeckt ist. Unter dem Mantel liegt eine reducirte Athemhöhle. Das Athemloch liegt hinten rechts unter dem Schalenrand. Die Eingeweide sind in die Rückenseite des Fusses verlagert.

Bei unsern gewöhnlichen Landschnecken Limax und Arion (Fig. 396 D) finden sich ähnliche Verhältnisse wie bei Testacella, nur liegt hier der an der Stelle des fehlenden Eingeweidesackes liegende Mantel (sogenannte Schild) vorn, hinter dem Kopfe. An seinem rechten Rande liegt das Athemloch. Bei Limax findet sich eine kleine, rudimentäre, rundliche, innere Schale, d. h. sie ist vollständig von einer Mantelfalte umhüllt oder überwachsen. Bei Arion wird diese Schale durch isolirte Kalkkörperchen vertreten.

Bei Onchidium und Vaginulus fehlt jede Spur eines Eingeweidesackes und — beim erwachsenen Thier — einer Schale. Der Eingeweidesack hat sich gewissermassen auf die ganze Rückenseite des Fusses ausgedehnt und verstrichen. Es fehlt ferner eine äusserlich erkennbare, vom übrigen Integument des Rückens sich ab-

Fig. 438. **Testacella haliotidea**, nach LACAZE-DUTHIERS. *A* Von der rechten Seite. *b* Durch die Mundhöhle ausgestülpter, riesiger Pharynx, auf welchem die Radula (*a*) zu Tage tritt, *c* Mündung des Pharynx in den Oesophagus, *d* Lage der Geschlechtsöffnung, *e* latero-dorsale Körperfurche, *f* latero-ventrale Körperfurche, *g* Mantel, Rudiment des Eingeweidesackes. *B* Von der Rückenseite. *a*, *b* Die beiden Tentakelpaare, *c* die latero-ventrale Furche, *d* die latero-dorsale Furche, *e* Schale.

hebende Mantelfalte. Immerhin trennt eine Längsfurche den Rückentheil des Körpers vom Fusse.

Das Athemloch mit dem After liegt am Hinterende des Körpers in der Medianlinie.

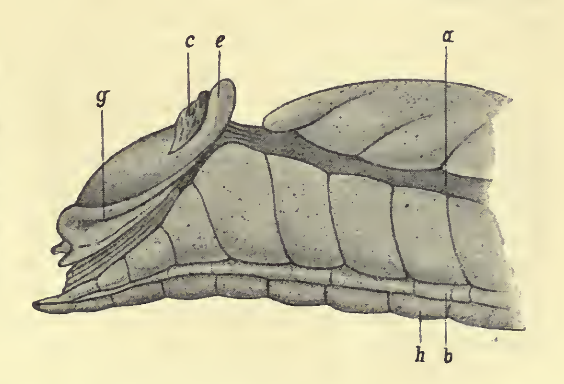


Fig. 439. **Testacella halitidea**, hinterer Körpertheil von der rechten Seite, nach LACAZE-DUTHIERS. Die Schale ist entfernt, man sieht den entblössten, rudimentären Eingeweidesack. *a* Latero-dorsale Furche, *b* lateroventrale Furche, *c* Ende des an die Schale sich anheftenden Schalenmuskels, *e* Mantelrand des Eingeweidesackes, *g* Athemloch.

Bei der Gattung Physa (Fig. 395) setzt sich der um den Rand der Schale herumgebogene Mantelrand in lappige oder fingerförmige Fortsätze fort, die sich der Aussenseite der Schale anlegen können. Bei Amphipeplea (Fig. 394) ist der Mantel sehr stark verbreitert und bedeckt, wenn auf die Schale zurückgeschlagen, einen grossen Theil derselben bis auf eine ovale Stelle auf der Rückenseite der letzten Windung.

Das Rückenintegument der Onchidien bildet Warzen oder Höcker, oder gar (Peronia) verzweigte Anhänge. Diese Bildungen sind reich vascularisirt und stehen im Dienste der Respiration. Bei Peronia finden sich ausserdem auf dem Rücken augentragende Höcker.

Das Rückenintegument setzt sich rings am Körper über den Fuss hinaus fort und bildet so, ähnlich wie bei Chiton, eine periphere Zone, welche ventralwärts vom Fusse durch eine diesen umkreisende Furche gesondert ist. Der Rand dieser Zone, d. h. der seitliche Körperrand ist bei Oncidiella gezähnelt oder gefranst.

3. Opisthobranchiata.

Die typische äussere Organisation der Schnecken erleidet in dieser formenreichen Abtheilung noch mannigfaltigere und tiefergreifende Modificationen als bei den Pulmonaten. Auf der einen Seite Gasteropoden mit Kopf, Fuss, Eingeweidesack, Schale, Mantel und Kieme — auf der andern Seite Formen ohne Fuss, ohne Schale, ohne Mantel, ohne Kiemen, die aber trotzdem Schnecken und zwar Opisthobranchiaten sind. Bei der einen Hauptabtheilung der Opisthobranchier, den Palliata oder Tectibranchiern, erhält sich die Mantelfalte auf der rechten Körperseite und bedeckt hier — wenigstens theilweise — eine typische Molluskenkieme (Ctenidium), bei den anderen Abtheilungen fehlt mit dieser Kieme die Mantelfalte. Wenn wir hier von der Mantelfalte sprechen, so vernachlässigen wir dabei jene den Körper rings um die Ansatzstelle des Fusses und des Kopfes umziehende Falte oder Saum des Rückenintegumentes, welche, bei den meisten Opisthobranchiern in verschiedenem Grade entwickelt, eine deutliche Sonderung des Fusses und Kopfes vom übrigen Körper, vom Rücken, bedingt. Wir verstehen darunter nur eine etwas breitere Falte, welche eine Mantelhöhle bedeckt, in der eine typische Molluskenkieme liegt. Der Mantelrand bildet bei den Opistho-

branchiern nie einen deutlichen Sipho. Eine Andeutung eines solchen kommt bei Ringiculiden vor.

Wir wollen die Tectibranchier und die Nudibranchier betrachten.

A) Tectibranchiata.

a) Reptantia.

Wir finden in dieser Abtheilung zunächst noch Formen mit deutlichem, bruchsackartig sich abhebendem Eingeweidesack, dessen Integument eine gewundene Schale absondert, in die sich der ganze Körper des Thieres zurückziehen kann. Am andern Ende stehen Formen, bei denen der abgeflachte Eingeweidesack sich auf der ganzen Rückenseite des Fusses ausgebreitet hat, mit rudimentärer, innerer Schale.

Opisthobranchier, die zu der ersterwähnten Kategorie gehören, finden wir in der Abtheilung der Cephalaspidea, z. B. die Actaeonidae, Tornatinidae, einige Scaphandridae (Atys, Cylichna, Amphisphyra), einige Bullidae (Bulla), die Ringiculidae.

Bei Scaphander unter den Scaphandriden, Acera unter den Bullidae ist der Körper nicht oder nicht vollständig in die Schale zurückziehbar.

Bei den bis jetzt erwähnten Cephalaspiden ist die Schale eine äussere.

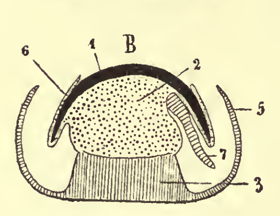
Bei Gasteropteron ist der Mantel rudimentär, hinten mit einem fadenförmigen Anhang versehen. Er bedeckt eine innere, zarte, häutige Schale, in die der Körper nicht zurückgezogen werden kann. Dasselbe gilt für Philine und Doridium, wo ebenfalls eine dünne und zarte innere Schale vorhanden ist, welche nur einen kleinen Theil der Eingeweide bedeckt und bei Doridium sich hinten in zwei Lappen verlängert, von welchen der linksseitige sich in einen fadenförmigen Fortsatz auszieht.

Bei den Anaspidea ist ein im Vergleich zur Grösse des Thieres kleiner, aber deutlich sich abhebender Eingeweidesack vorhanden, welcher von einer gewöhnlich zarten und dünnen, unansehnlichen Schale bedeckt ist. Der Mantel und die Schale schützen die Kieme oft nur unvollständig. Bei Aplysia ist die Schale eine innere, d. h. ganz vom Mantel umwachsen, bei Dolabella ist diese Umwachsung nicht ganz vollständig, indem der Mantel auf der Rückenseite der Schale in der Mitte eine kreisrunde Unterbrechung oder Oeffnung besitzt, an der die Schale frei zu Tage tritt. Der Mantel bildet bei Dolabella hinten einen kleinen Analsipho.

Notarchus hat eine mikroskopisch kleine Schale. Bei gewissen Arten dieser Gattung bildet das Integument Warzen oder zart verzweigte Anhänge.

A

1 2 3 4



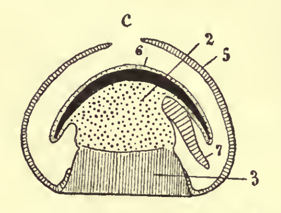


Fig. 440. **Schematische Querschnitte durch Gasteropoden**, zur Demonstration der Verhältnisse von **Schale** (schwarz 1), **Eingeweidesack** (punktirt 2), **Mantel** und **Fuss** (schraffirt 3). ***A*** **Prosobranchiat** mit äusserer Schale und Epipodium (4). ***B*** **Tectibranchiat** mit auf die Aussenfläche der Schale zurückgeschlagenem Schalenlappen (6) des Mantels. Die Schale dorsalwärts noch frei, unbedeckt. 5 Parapodien, 7 Ctenidium. ***C*** **Tectibranchiat** mit innerer Schale, d. h. der Schalenlappen des Mantels hat die Schale aussen ganz überwachsen.

Bei den Oxynoiden ist die Schale nur theilweise vom Mantel bedeckt und ebenfalls lange nicht gross genug, um den Körper zu beherbergen.

Unter den Notaspidea besitzen die Umbrellen einen flachen Eingeweidesack, der dem mächtigen Fusse so aufsitzt wie eine kleine, flache Mütze einem grossen Kopfe. Der Eingeweidesack ist von einer Mantelfalte umgeben, welche auf der rechten Seite die Kieme bedeckt. Das Integument des Eingeweidesackes und des Mantels ist von einer flachen, scheibenförmigen Schale bedeckt.

Bei Pleurobranchaea ist der Eingeweidesack im Vergleich zum Fuss grösser. Während sein rechter und linker Rand als kurze Mantelfalte vorspringt, verstreicht diese Falte vorn und hinten vollständig, so dass sich hier der flache Eingeweidesack nicht vom übrigen Körper absetzt. Bei Pleurobranchus breitet sich das Integument des flachen Eingeweidesackes zu einer grossen fleischigen Scheibe aus, welche allseitig über den grossen breitsohligen Fuss hervorragt, so dass der Rand (Mantelfalte) von dem Fuss durch eine tiefe Furche rings um den Körper herum getrennt ist, in welcher auf der rechten Körperseite die grosse Kieme liegt. Während Pleurobranchus noch eine kleine, häutige, dünne, flache innere Schale besitzt, kann diese bei verwandten Formen fehlen. Häufig wird das Integument des Rückens durch Einlagerung von Kalkkörperchen verstärkt.

b) Natantia.

Pteropoda thecosomata.

Die Limacinidae besitzen einen wohl entwickelten, linksgewundenen Eingeweidesack mit entsprechender Schale, die durch ein echtes Operculum verschlossen werden kann. Die Mantelfalte bedeckt eine vorn am Eingeweidesack gelegene Mantelhöhle. After rechts. Thier in die Schale zurückziehbar. Bei den Cavoliniidae sind der Eingeweidesack und die Schale bilateral-symmetrisch, nicht gewunden. Der Körper kann ganz in der Schale geborgen werden. Die Mantelhöhle liegt hier an der hintern (gewöhnlich als untere bezeichneten) Seite des Eingeweidesackes. Die symmetrische Cymbuliidenschale entspricht nicht der Schale der übrigen Thecosomata, sie ist eine knorpelige „Pseudoconcha" und ist vom Körperepithel überzogen. Auch bei den Cymbuliidae liegt die Mantelhöhle hinten. Die verschiedene Lage der Mantelhöhle bei den Thecosomata wird später noch besprochen werden.

Der Mantel der Gattung Cavolinia zeigt Besonderheiten, welche am besten im Anschluss an die Schilderung der Schale besprochen werden. An dieser letzteren unterscheidet man zwei Flächen, eine wenig gewölbte vordere (gewöhnlich als obere bezeichnete) und eine gewölbte hintere. Die vordere Schalenfläche überragt vorn und unten die hintere um ein Drittheil ihrer Länge. Die Schale hat drei schlitzförmige Oeffnungen, eine vordere und untere, durch welche die Fussflossen vorgestreckt werden können, und zwei seitliche, die sich weit nach oben erstrecken, so dass die ganze Schale fast zweiklappig erscheint. Der Mantel schlägt sich an diesen seitlichen Schalenspalten, durch welche das Athemwasser in die Mantelhöhle eintritt, auf die Aussenfläche der Schale um, diese zum grössten Theil bedeckend, und setzt sich am obern Winkel dieser Spalten noch in zwei frei nach aussen vorragende Fortsätze fort.

Pteropoda gymnosomata.

Der gestreckte, äusserlich symmetrische Körper ist nackt, ohne Mantel, der Fuss findet sich in reducirtem Zustande auf der Bauchseite des vordersten Körpertheiles.

Ascoglossa und Nudibranchiata.

Eine Schale kommt bei den erwachsenen Ascoglossen und Nudibranchiaten mit alleiniger Ausnahme der Steganobranchien niemals vor, ebensowenig ein vom übrigen Körper sich bruchsackartig abhebender Eingeweidesack. Dieser ist vielmehr auf die ganze Rückenseite des Körpers vertheilt, ausgebreitet. Das Rückenintegument bildet wohl noch eine Ringfalte (Mantelfalte), welche vom Fusse durch eine bald tiefere, bald seichtere Furche oder Rinne abgesetzt ist, aber in dieser Rinne finden sich mit Ausnahme der Phyllidiidae keine Kiemen. Wenn die Furche zwischen Rücken und Fuss fast vollständig verstreicht, so können die Nacktschnecken einen völlig planarienähnlichen Habitus erlangen.

Phyllidiidae. Die Mantelfalte ist deutlich und trägt an ihrer Unterseite rechts und links eine Reihe von Kiemenblättern. Hierdurch erinnern diese Thiere an die Patellen und Chitonen.

Die Gattung Dermatobranchus gehört der Organisation nach hieher, besitzt jedoch keine Kiemen.

Dorididae. Das den Körper schildförmig bedeckende, vom Fuss und vom Kopf meist deutlich abgesetzte Rückenintegument (Notaeum) enthält zahlreiche Kalkkörper, die demselben eine festere Consistenz verleihen. Vorn trägt es zwei, von den Kopftentakeln wohl zu unterscheidende, fühlerartige Gebilde, die Rhinophoren, die meist in besondere Scheiden oder Gruben zurückgezogen werden können. In seiner Mittellinie, gewöhnlich hinter der Körpermitte liegt der After, von einem zierlichen Kranze gefiederter Kiemen umstellt. Das Notaeum ist häufig mit Warzen oder Höckern besetzt und kann bei einzelnen Gattungen am Rande verschieden gestaltete Fortsätze tragen.

Cladohepatica. Analkiemen fehlen. Das Rückenintegument trägt verschieden gestaltete, conische, fingerförmige, lappenförmige, keulenförmige oder verästelte Anhänge in verschiedener Anordnung. Diese Anhänge sind meist auffallend gefärbt und gezeichnet. An ihrer Spitze befindet sich meistens ein Sack mit Nesselkapseln, und in ihr Inneres dringen vom Körper her blindsackartige Fortsätze des Darmkanals (Verästelungen der Verdauungsdrüse) hinein. Diese Rückenanhänge, die wie der übrige Körper bewimpert sind, haben wenigstens zum Theil eine respiratorische Function. Sie fallen bei manchen Formen leicht ab und werden nachher wieder regenerirt (Fig. 402, p. 579).

Haben schon viele Cladohepatica eine gewisse äussere Aehnlichkeit mit Planarien, deren Rücken mit Zotten besetzt ist (Thysanozoon), so steigert sich die Planarienähnlichkeit noch mehr bei manchen

Ascoglossa. Bei diesen fehlen Analkiemen und fehlen meistens auch Rückenanhänge. Der ganze Körper ist nackt, bewimpert. Der Rücken vom Kopfe undeutlich abgesetzt.

Am meisten ist die typische äussere Molluskenorganisation unter den Opisthobranchiern verwischt bei dem Nudibranchiatengenus.

Phyllirhoë. Der Körper ist hier nackt, seitlich zusammengedrückt, mit scharfem dorsalen und ventralen Rande. Fuss und Kiemen fehlen (Fig. 403, p. 579).

D) Scaphopoda.

Vergl. Uebersicht der äusseren Organisation p. 599.

E) Lamellibranchiata.

Wir müssen hier als ursprüngliche Verhältnisse folgende betrachten. Vom Rumpfe hängt jederseits eine grosse, blattartige Mantelfalte herunter, welche die gleiche Form hat, wie die von ihr gebildete Schalenklappe. Diese beiden Mantelfalten überragen den Rumpf nach vorn, nach unten und nach hinten und umgrenzen eine Mantelhöhle, die überall, mit Ausnahme am Rücken, durch die zwischen den freien Mantelrändern liegende Mantelspalte nach aussen mündet. Durch diese einzige grosse Mantelspalte kann von allen Seiten her Nahrung und Wasser in die Mantelhöhle eindringen, wird der Fuss vorgestreckt, werden die Excremente, Excrete, Geschlechtsproducte entleert, wird das Athemwasser ausgestossen. Einen solchen Mantel nennt man vollständig offen, seine Ränder sind vollständig frei, nirgends verwachsen. Der Mantelrand ist einfach, ohne Duplicaturen, ohne Papillen, ohne Tentakel, ohne Augen.

So finden wir den Mantel bei Nucula unter den Protobranchiern.

Nun treten bei den meisten Lamellibranchiern am Mantelrand besondere Differenzirungen auf: Falten, Verdickungen, Warzen, Papillen, Tentakel, Drüsen, Augen u. s. w. und zwar bei Formen mit offenem, wie bei solchen mit partiell geschlossenem Mantel.

Der Mantel kann sich partiell schliessen, indem der freie Rand der rechten Mantelfalte mit dem freien Rand der linken Mantelfalte an einer oder an mehreren Stellen verwächst.

Wir wollen den Mantel zuerst von diesem Gesichtspunkte aus betrachten.

A) Einen vollständig offenen Mantel, eine einzige grosse Mantelspalte, d. h. vollständig getrennte Mantelränder finden wir:

a) unter den Protobranchiern bei Nucula,
b) unter den Filibranchiern bei den Anomiidae, Arcidae, Trigoniidae und einigen Mytilidae (Pinna),
c) bei allen Pseudolamellibranchiern excl. Meleagrina,
d) unter den Eulamellibranchiern einzig und allein bei einzelnen Crassatellaarten.

B) Die beiderseitigen Mantelränder verwachsen an einer Stelle.

In diesem Falle liegt die Verwachsungsstelle fast immer hinten und oben, sie grenzt von dem ursprünglich einheitlichen Mantelschlitz, der sich in grosser Ausdehnung von vorn und oben dem ganzen Mantelrand entlang bis hinten und oben erhält, eine kleinere hinten und oben liegende Oeffnung ab, an welcher die beiden Mantelränder wieder auseinanderweichen: die in der Höhe des Afters gelegene Ausströmungs- oder Analöffnung des Mantels. Der Mantelrand dieser Oeffnung kann nach hinten mehr oder weniger weit zu einem contractilen Analsipho auswachsen, der zwischen den Schalenklappen vorgestreckt werden kann.

Meist legt sich eine kurze Strecke unter der Analöffnung der Mantelrand der einen Seite an einer Stelle an denjenigen der gegenüberliegenden

Seite an, ohne jedoch mit ihm zu verschmelzen. Ueber dieser Stelle, zwischen ihr und dem Analsipho, weichen die beiden Mantelränder zur Bildung einer Einströmungs- oder Branchialöffnung auseinander. Der Mantelrand dieser Oeffnung kann ebenfalls nach hinten zu einem Branchialsipho auswachsen, der aber dann seiner ganzen Länge nach an der Unterseite einen Schlitz hat, welcher sich in den grossen Mantelschlitz fortsetzt.

Der Branchialsipho ist dann einem Blatt Papier vergleichbar, das man zur Bildung einer Röhre zusammenkrümmt, ohne die beiden sich berührenden Ränder zu verkleben. Einen solchen Analsipho besitzt z. B. die Gattung Malletia unter den Protobranchiern.

Eine von dem grossen Mantelschlitz durch eine Verwachsungsstelle getrennte Analöffnung besitzt der Mantel folgender Lamellibranchier:

a) Protobranchia. Malletia,
b) Filibranchia. Die meisten Mytiliden,
c) Pseudolamellibranchia. Aviculidae, Gattung Meleagrina,
d) unter den Eulamellibranchiern die Carditidae (Venericardia, Cardita Milneria), die Astartidae, die meisten Crassatellidae, unter den Cyrenidae das Genus Pisidium, unter den Unionidae die Unioninae (Unio, Anodonta), unter den Lucinacea Cryptodon Moseleyi.

Auch bei Solenomya unter den Protobranchiern sind die beiderseitigen Mantelränder nur an einer Stelle verwachsen, nämlich in grosser Ausdehnung in der ganzen hinteren Hälfte des ventralen Mantelrandes. Dadurch ist der ursprünglich einheitliche Mantelschlitz in zwei getheilt, einen vorderen, durch welchen der Fuss vorgestreckt wird, und einen hinteren, der die Ein- und Ausströmungsöffnung, d. h. die Anal- und Branchialöffnung zugleich darstellt. Unter sämmtlichen Muscheln findet sich dieses Verhalten nur bei Solenomya.

C) Die beiderseitigen Mantelränder verwachsen an zwei Stellen; der Mantel hat drei Oeffnungen.

Dieses Verhalten kommt dadurch zu Stande, dass sich auch die Respirationsöffnung vollständig abgrenzt, indem zwischen ihr und dem übrig bleibenden grossen vorderen Mantelschlitz die gegenüberliegenden Ränder der Mantelfalten mit einander verwachsen. Die Anal- und Respirationsöffnungen können sitzend sein oder zu kürzeren oder längeren Anal- und Respirationssiphonen auswachsen. Der grosse vordere und untere Mantelschlitz dient zum Austritt des Fusses und wird als Fussschlitz bezeichnet.

Hieher a) Protobranchia. Yoldia, Leda.
b) Die meisten Eulamellibranchier, nämlich die meisten Luciniden, die meisten Cyrenidae, unter den Unionidae die Mutelinae, ferner die Donacidae, Psammobiidae, Tellinidae, Scrobiculariidae, unter den Veneracea die Veneridae, ferner die Cardiidae, die Mactridae, Mesodesmatidae, die Solenidae excl. Solen und Lutraria.
c) Alle Septibranchia (Poromyia, Cuspidaria).

Bei den hier erwähnten Formen ist der Mantel noch weit offen, d. h. die Verwachsungsstellen sind klein, localisirt. Nun können aber die Verwachsungsstellen sich auf grössere Strecken des Mantelrandes ausdehnen. So liegen bei den Chamacea, ganz besonders aber bei

den Tridacnidae unter den Eulamellibranchiern die drei Mantelöffnungen in grösseren Abständen von einander, d. h. sie sind durch längere Verwachsungsstrecken des Mantelrandes von einander getrennt.

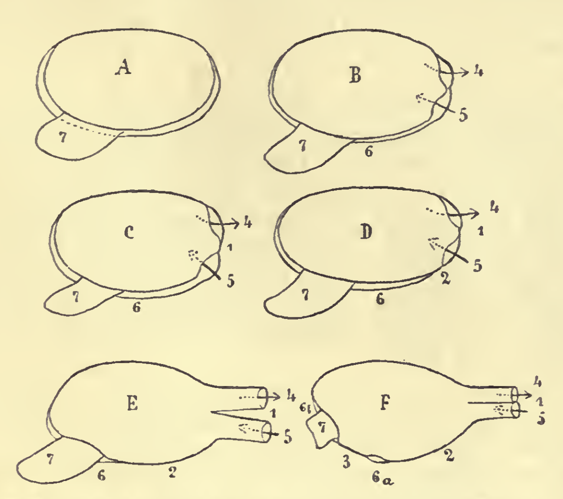


Fig. 441. **6 Schemata zur Darstellung der verschiedenen Formen der Mantelverwachsung und Siphonenbildung bei Lamellibranchiern.** 7 = Fuss, aus der Mantelspalte nach vorne vorgestreckt. *A* Mantel ganz offen. *B* Mantel ganz offen, seine Ränder legen sich aber an zwei Stellen aneinander, so dass unvollständig gesonderte Anal- und Respirationsöffnungen zu Stande kommen. *C* Mantelränder an einer Stelle (1) verwachsen, Analöffnung, Ausströmungsöffnung des Mantels (4) gesondert. *D* Mantelränder an zwei Stellen (1, 2) verwachsen. Auch die Branchial- oder Einströmungsöffnung (5) gesondert. Mantel im ganzen mit 3 Oeffnungen. *E* Mantel geschlossen durch stärkere Ausdehnung der Verwachsungsstelle 2, es bleiben 3 beschränkte Oeffnungen: Analöffnung, Branchialöffnung und Fussöffnung. Die erstern beiden zu gesonderten Siphonen verlängert. *F* Es tritt eine dritte Verwachsungsstelle (3) auf. Mantel mit 4 Oeffnungen (4, 5, 6a, 6b), die vorderste (6b) zum Durchtritt des Fusses. Siphonen verschmolzen.

Bei einigen Gruppen von Lamellibranchiern bleibt die Verwachsungsstelle zwischen Anal- und Athemöffnung resp. Sipho kurz, d. h. die beiden Oeffnungen liegen direct untereinander, dafür aber verwächst der Mantelrand vor der Athemöffnung in grosser Ausdehnung, so dass die Fussspalte sich schliesslich auf ein kleines vorderes Loch reducirt. Man nennt dann den Mantel geschlossen.

Hieher

Eulamellibranchia. Modiolarca, Dreissensia. Petricola, sämmtliche Pholadidae (Pholas, Pholadidea, Jouannelia [das Fussloch soll bei alten Thieren ganz zuwachsen], Xylophaga, Martesia), die Teredinidae, unter den Pandoriden Pandora, ferner die Verticordiidae und Lyonsiidae (Anatinacea).

D) Es giebt eine Reihe von Lamellibranchiern mit geschlossenem Mantel, bei denen ausser den 3 Oeffnungen der vorhergehenden Gruppe noch eine 4. Oeffnung vorkommt, d. h. bei welchen der Mantel 3 Verwachsungsstellen aufweist. Die 4. Mantelöffnung ist immer klein und liegt zwischen der Fussöffnung und der Branchialöffnung und entspricht wahrscheinlich einer rudimentären Oeffnung für den Byssus.

Eulamellibranchiata. Unter den Solenidae Solen und Lutraria. Unter den Pandoriden Myochama. Ferner Glycimeris. Unter den Anatinacea die Gattung Thracia; die Pholadomyidae und die Clavagellidae (Clavagella und Brechites [Aspergillum]). Schliesslich Lyonsia norvegica.

Die Analöffnung ist häufig, die Athemöffnung fast immer gefranzt, oder in verschiedener Weise von Warzen, Papillen, Tentakeln umstellt, und zwar gleichviel, ob diese Oeffnungen sitzend sind oder ob sie sich am Ende kürzerer oder längerer Siphonen befinden.

Ueber die Siphonen sei noch Folgendes mitgetheilt. Sie sind contractil und ausdehnbar. Durch besondere Muskeln können sie entweder ganz oder theilweise in die Schale zurückgezogen werden. Diese Muskeln setzen sich hinten rechts und links an die Innenfläche der Schalenklappe an. Dadurch entsteht die Mantelbucht, von welcher später die Rede sein wird.

Die Länge der Siphonen ist sehr verschieden. Durch besonders lange Siphonen zeichnen sich aus die Mactridae, Donacidae, Psammobiidae, Tellinidae, Scrobiculariidae, manche Veneracea und Cardiidae, die Mesodesmatidae, Lutraria, die Pholadidae, Teredinidae, Anatinidae und Clavagellidae.

Die Siphonen können in ihrer ganzen Länge getrennt (oft divergirend) sein. Beispiel Galatea unter den Cyrenidae, die Donacidae, Psammobiidae, Tellinidae, Scrobicularidae (Fig. 441 a), Mesodesmatidae, Pharus etc. Bei andern sind sie ihrer ganzen Länge nach verwachsen und sehen aus wie die beiden Läufe einer Doppelflinte. Sie können sogar äusserlich den Eindruck einer einheitlichen Röhre machen, die aber immer im Innern durch eine longitudinale Scheidewand in einen obern (analen) und einen untern (branchialen) Kanal zerfällt. Der gemeinsame Sipho kann hie und da, besonders bei Formen, bei denen er nicht in die Schale zurückgezogen werden kann, durch eine besondere Epidermisscheide geschützt sein. In ihrer ganzen Länge vereinigte Siphonen besitzen z. B. die Mactridae, einige Veneracea, Lutraria, Solenocurtus, Solen, die Pholadiden, viele Anatinidae, die Clavagellidae.

Hie und da können die Siphonen eine Strecke weit (an ihrer Basis) vereinigt sein, gegen das Ende sich aber trennen und sogar divergiren, z. B. Petricola unter den Veneraceen, Teredo u. s. w.

Die beiden Siphonen sind häufig ungleich lang. Bei Modioloria (Mytilidae) ist sogar nur der eine, nämlich der anale ausgebildet, während die Branchialöffnung noch nicht von der grossen Mantelspalte getrennt ist. Im Gegensatz hiezu ist der Branchialsipho bei Dreissensia und Scrobicularia viel länger als der Analsipho.

In den Siphonen können Klappen vorkommen, häufiger im Anal-, seltener im Branchialsipho.

Bedeutung der Ausbildung der Anal- und Branchialöffnung, des Anal- und Branchialsipho.

Die meisten Muscheln sind Schlammthiere. Sie stecken mit dem Vorderende nach unten im Schlamm, in welchem sie sich vermittelst des zwischen den Schalenklappen nach vorn und unten vorgestreckten Fusses bewegen. Das zum Baden der Kiemen, zum Zwecke der Athmung, nöthige

Athemwasser kann nur durch die Mantelspalte des hinteren, frei ins Wasser vorragenden Endes des Thieres in die Mantelhöhle aufgenommen und wieder nach aussen abgegeben werden. An dieser Stelle müssen auch die aus dem ganz naheliegenden After austretenden Fäcalmassen aus dem Mantelraume nach aussen entleert werden. Da eine beständige, geregelte Zu- und Abfuhr von Wasser zum Zwecke der Respiration, sowie zum Zwecke der Zuführung von im Wasser suspendirten Nahrungspartikelchen zum Munde nöthig ist, so verstehen wir die Ausbildung localisirter Stellen für das Ein- und Ausströmen von Wasser. Als Stelle des Ausströmens ist die Stelle des Mantelschlitzes die günstigste, welche unmittelbar hinter der Afteröffnung liegt.

Die Ausbildung von Siphonen steht damit in Zusammenhang, dass viele Muscheln tiefer im Schlamm, im Sande, in Holz, ja in verschiedenem Gestein versteckt leben. Vermittelst der Siphonen stehen sie dann mit der Oberfläche ihres Versteckes und damit mit dem Wasser in Verbindung, so dass, wenn das Thier ungestört bleibt, ein beständiger Strom durch den Branchialsipho in den Mantelraum ein- und dann wieder durch den Analsipho austritt.



Fig. 441 a. Scrobicularia piperata, im Schlamm eingegraben. Der Einströmungssipho nimmt Schlamm als Nahrung ein, der Analsipho steht in die Höhe. Nach MEYER und MÖBIUS.

Wo die beiderseitigen Mantelränder in grosser Ausdehnung verwachsen sind (geschlossener Mantel), sind die Siphonen immer wohl entwickelt. Ein solcher Verschluss des Mantels findet sich hauptsächlich bei Muscheln, welche in Holz, Lehm, Gestein u. s. w. bohren und bei denen der Fuss im erwachsenen Zustande schwach entwickelt oder ganz rudimentär ist. Es zieht die Verkümmerung des Fusses hier die Verengerung der ursprünglich zu seinem Durchtritt dienenden Mantelspalte (Fussschlitz) nach sich.

Einen weit offenen Mantel mit nicht oder wenig ausgebildeter Anal- und Branchialöffnung finden wir bei Muscheln, die weder im Schlamm, noch in Holz oder Gestein leben, die vielmehr, allseitig vom Wasser bespült, festsitzend oder frei dem Boden der Gewässer aufliegen. Hier kann das Wasser von allen Seiten durch die meist offene Mantelspalte hindurch zwischen Mantelhöhle und Aussenwelt circuliren. Warzen, Papillen, Tentakel, Träger von Sinnesorganen finden wir hier der ganzen Länge des freien Mantelrandes entlang, während sie bei Schlamm- und Bohrmuscheln vorzugsweise am Rande der Branchial- und Analöffnung angehäuft sind.

Beschaffenheit des Mantelrandes.

Der freie Mantelrand der Muscheln weicht sehr häufig in eine verschiedene Zahl von Falten auseinander, die auf Querschnitten wie finger-

förmige Fortsätze desselben erscheinen. Die äusserste Falte liegt immer der Schale dicht an. Der Mantelrand kann mit einer oder mehreren Reihen von Warzen, Papillen, Tentakeln besetzt sein. In ihm finden sich häufig ein- oder mehrzellige Drüsen, Schleimdrüsen und solche, die als Giftdrüsen (Schutzdrüsen des Mantelrandes) betrachtet worden sind. Weit verbreitet sind Tastzellen am Mantelrand. Selten kommen hier Augen zur Entwickelung. (Vergleiche den Abschnitt Sinnesorgane.)

Bei den Pectiniden, Spondyliden und Limiden bildet die innere Mantelfalte einen ziemlich breiten Saum, der vom Mantelrande her bei geöffneter Schale gegen die Medianebene des Körpers zu vorragt (Fig. 407, p. 583). Die freien gegenüberliegenden Ränder dieser von rechts und links vorspringenden Falte (Klappe, Vorhang) können sich bei geöffneter Schale berühren, so dass sie den Mantelraum selbst bei geöffneter Schale abschliessen, mit Ausnahme von vorn und hinten.

F) Cephalopoda.

Haut.

Die Haut der Cephalopoden besteht aus einem äusseren Cylinderepithel und einer dicken darunter liegenden bindegewebigen Cutis. In dieser Cutis unweit unter dem Epithel und über einer das Licht reflectirenden, häufig silberglänzenden Schicht bindegewebiger Platten finden sich grosse Farbzellen oder Chromatophoren, welche durch abwechselnde Contractionen und Expansionen den berühmten Farbenwechsel hervorrufen.

Diese Chromatophoren sind einzellig und enthalten bald gelben, bald braunen, schwarzen, violetten oder carminrothen Farbstoff, und zwar sowohl in gelöstem, als in an kleine Körnchen gebundenem Zustande. Sie liegen in einer einfachen oder in einer doppelten Schicht. Im letzteren Falle hat das Pigment der Chromatophoren in den beiden Schichten eine verschiedene Farbe. An jede Chromatophore setzen sich radiär in das umgebende Bindegewebe ausstrahlende Faserbündel an und zwar an ihren der Hautoberfläche parallel liegenden Aequator. Contrahiren sich die von einer besonderen, vielleicht elastischen Membran umgebenen Chromatophoren, so werden sie fast kugelig. Die Farbkörperchen sind dann dicht zusammengedrängt. Dehnen sich die Chromatophoren aus, so geschieht dies in der Richtung des Aequators, so dass der Abstand von Pol zu Pol ein sehr geringer wird, das heisst die Chromatophoren sehr flach werden. Dabei nimmt jede Chromatophore sehr häufig eine zierlich verästelte Gestalt an, und es vertheilen sich die Farbkörperchen auf eine grosse Fläche. Früher glaubte man, dass die Ausdehnung der Chromatophoren durch Contraction der als musculös gedeuteten radiären Faserbündel erfolge. Nach neueren Untersuchungen wären aber diese Faserbündel bindegewebiger Natur. Das Farbenspiel, welches von grossem biologischen und physiologischen Interesse ist und zum Theil unter dem Einflusse des Willens der Thiere steht, kommt durch abwechselndes Contrahiren und Ausdehnen verschieden gefärbter Chromatophoren zu Stande.

Mantel, Eingeweidesack.

Das Wichtigste über den Eingeweidesack und Mantel ist schon oben, p. 602—605, gesagt worden.

Bei Nautilus heftet sich der Körper an der Innenseite der Schale der Wohnkammer rechts und links durch einen kräftigen Muskel an, der

auf der Schale einen schwachen Eindruck zurücklassen kann. Zwischen diesen beiden seitlichen Muskelansätzen ist das Integument des Eingeweidesackes in einer schmalen ringförmigen Zone ebenfalls mit der Innenfläche der Wohnkammerschale verwachsen (Verwachsungsband), so dass das im gekammerten Gehäuse befindliche Gas nicht nach aussen entweichen kann. Während Integument und Mantel unter dem Verwachsungsrand (d. h. gegen die freie Oeffnung der Wohnkammer zu) derb, fleischig, musculös sind, ist das Integument des über dem Verwachsungsband liegenden Theiles des Eingeweidesackes (welcher sich an die letzte Scheidewand anlegt) zart und weich. Der Sipho, der vom dorsalen Ende des Eingeweidesackes ausgeht und sämmtliche Scheidewände durchbohrt, ist membranös, hohl, mit Blut erfüllt. Seine Höhlung soll mit dem Pericard communiciren. Beim Nautilusweibchen liegt die Nidamentaldrüse (siehe Geschlechtsorgane) in der freien Mantelfalte, freilich nahe der Stelle, wo sie sich vom Eingeweidesack abhebt. Es treten also hier Theile, welche sonst im Eingeweidesack liegen, aus diesem in die Mantelfalte ein.

Flossen finden sich bei den besseren Schwimmern unter den Dibranchiata. Den Octopoden, die sich durch plumpe, gedrungene Gestalt des Eingeweidesackes auszeichnen, fehlen sie mit Ausnahme der merkwürdigen Gattung Cirroteuthis. Bei den Decapoden sind sie ganz allgemein verbreitet und von sehr wechselnder Form, Anordnung und Ausdehnung.

Bei Sepia (Fig. 462) und Sepioteuthis inseriren die Flossen am seitlichen Körperrand und zwar in der ganzen Höhe (Länge) des Eingeweidesackes. Sie bezeichnen also hier die Grenze zwischen Vorder- und Hinterseite (physiologische Rücken- und Bauchseite) des Eingeweidesackes. Bei Rossia, Sepiola und Sepioloidea sind sie annähernd halbkreisförmig und inseriren als deutlich abgesetzte Anhänge auf der Vorderseite des Eingeweidesackes, ungefähr in seiner halben Höhe. Aehnlich verhält sich Cirroteuthis, wo die rundlichen Flossenlappen mit stielförmig verschmälerter Basis dem Rumpfe aufsitzen. Am dorsalen Ende des Eingeweidesackes, auf dessen Vorderseite, inseriren die dreieckigen oder halbkreisförmigen Flossen bei Cranchia, Histioteuthis, Onychoteuthis, Loligo (Fig. 418, p. 590), Loligopsis, Ommastrephes etc.

Bei manchen Dibranchiaten kommt es zu einer Verwachsung des freien Randes der Mantelfalte mit dem darunter liegenden Integumente des Kopffusses. Diese Verbindung geschieht durch ein über den Nacken hinwegziehendes musculöses Band, das Nackenband. Den meisten Decapoden fehlt eine solche Kopfnackenverbindung, so dass hier der Mantelrand rings um den Körper herum frei ist. Ausnahmen bilden die Gattungen Sepiola, Cranchia und Loligopsis, wo eine im allgemeinen schmale Kopfnackenverbindung besteht. Eine solche kommt allen Octopoden zu, wo sie, von Argonauta ausgehend, bei Philonexis und Octopus immer breiter wird, bis sie schliesslich bei Cirroteuthis sich auch auf die Hinterseite (physiologische Bauchseite) erstreckt, so dass der Mantelrand hier nur an einer beschränkten Stelle frei bleibt und eine in die Mantelhöhle führende Oeffnung umsäumt, durch welche der Trichter hervortritt.

Sehr verbreitet sind Einrichtungen, welche dazu bestimmt sind, die Mantelfalte an der unter ihr liegenden Körperwand zu befestigen. Diese Befestigung ist entweder eine vorübergehende oder eine dauernde. Im ersteren Falle handelt es sich um die sogenannten Mantelschliesseinrichtungen, den „appareil de résistance“, im letzteren

Falle um häutige oder musculöse Verlöthungen zwischen Mantel und Leibeswand.

1. Mantelschliesseinrichtungen. Wir unterscheiden paarige und unpaare. Die ersteren treffen wir an der Hinterseite des Körpers in der Mantelhöhle nahe an ihrem unteren Ende, rechts und links an der Trichterbasis und an den gegenüber liegenden Stellen der inneren Oberfläche der Mantelfalte. Die unpaare Mantelschliesseinrichtung hingegen finden wir an der Vorderseite am Nacken. Da alle diese Einrichtungen dazu dienen, die Mantelhöhle von der Aussenwelt abzuschliessen, so bedarf die Thatsache keiner besonderen Erläuterung, dass ihre Ausbildung im umgekehrten Verhältniss zur Ausdehnung der Kopfnackenverbindung steht. Wo letztere fehlt, wie z. B. bei Sepia, da sind die Mantelschliesseinrichtungen hoch entwickelt; wo sie sehr breit ist, wie z. B. bei Octopus, kann der Mantelschliessapparat gänzlich fehlen. Im allgemeinen handelt es sich um knorpelige Vorsprünge (und häufig dazukommende Vertiefungen) an der der Mantelhöhle zugekehrten inneren Seite der Mantelfalte, welche genau zu entsprechenden knorpeligen Vertiefungen (und ihnen häufig anliegenden Vorsprüngen) der gegenüber liegenden Leibeswand passen (vergl. Fig. 462). Die besondere Gestalt der Mantelschliessknorpel und Nackenknorpel ist von systematischer Bedeutung.

Die bei den Decapoden fast allgemein vorhandenen knorpeligen Schliesseinrichtungen (sie fehlen nur bei Owenia und Cranchia) erhalten sich noch bei einigen Octopoden in fleischigem und überdies mehr oder weniger modificirtem Zustande (Argonauta, Tremoctopus). Zuerst verschwindet selbstverständlich mit dem Auftreten der Kopfnackenverbindung der Nackenschliessapparat. Dieser fehlt z. B. schon unter den Decapoden bei der Gattung Sepiola, welche eine feste Kopfnackenverbindung besitzt.

2. Fixe Verbindungen zwischen Mantelfalte und darunter liegender Leibeswand durch die Mantelhöhle hindurch finden sich nur bei solchen Cephalopoden, denen ein Mantelschliessapparat fehlt. So ist bei Octopus und Eledone der Mantel durch einen medianen Muskel über dem Trichter an die Leibeswand befestigt. Dieser Muskel besteht aus zwei einander eng anliegenden Lamellen, die den After zwischen sich fassen. Bei Cranchia ist der freie, dorsale Trichterrand (an der sogenannten Trichterbasis) rechts und links durch ein häutiges Band mit der Mantelfalte verwachsen. Aehnliches findet sich bei Loligopsis.

Wasserporen. In der Umgebung des Mundes oder an der Basis der Arme oder seitlich am Kopfe kommen bei vielen Cephalopoden Oeffnungen vor, welche in kleinere oder grössere Taschen der Haut hineinführen. Die Function dieser Organe ist unbekannt.

IV. Die Schale.

A) Allgemeines.

Formverhältnisse der Schale. Beziehungen derselben zum Weichkörper.

Wir können die verschiedenen Schalenformen der Mollusken von einer napf- oder tellerförmigen Schale ableiten, welche den Körper vom Rücken her bedeckt. Eine solche Schale bietet hinreichenden Schutz bei Thieren, welche wie Fissurella, Patella etc. mit ihrem scheibenförmigen, wie ein Saugnapf wirkenden Fusse einer harten Unterlage

fest und fast unbeweglich aufsitzen. Der Weichkörper ist dann einerseits durch die Schale, anderseits durch die Unterlage geschützt. Bei beweglichen Mollusken zeigt sich aber die Tendenz, den ganzen Körper ausschliesslich durch die eigene Schale zu schützen.

Diese Tendenz kommt in verschiedener Weise zur Geltung.

Bei den Chitoniden gliedert sich die Schale in aufeinanderfolgende, gegen einander verschiebbare Stücke. Diese gegliederte Schale vermag den Gesammtkörper zu schützen, indem sie dem Chiton gestattet, sich nach Art eines Gürtelthieres oder einer Assel einzurollen.

Bei den Muscheln wird der Schutz des gesammten Weichkörpers erreicht durch Ausbildung einer zweiklappigen Schale, aus welcher der Fuss vorgestreckt werden kann, und welche, wenn die beiden Klappen sich schliessen, den ganzen Weichkörper mitsammt dem zurückgezogenen Fuss allseitig vollkommen umschliesst.

Bei den Gasteropoden, Scaphopoden und Cephalopoden herrscht ein anderes Princip bei dem möglichst allseitigen und vollständigen Schutz des Körpers durch die Schale. Die Schale ist nämlich hoch thurmförmig ausgezogen und in Folge dessen so geräumig, dass nicht nur der Eingeweidesack in ihr Platz findet, sondern auch der Kopf und Fuss in sie zurückgezogen werden können. Auch die einzige noch übrig bleibende unbesetzte Oeffnung, die schwache Stelle des Panzerthurmes, kann sehr häufig durch einen harten Deckel vollständig verschlossen werden.

Eine hoch thurmförmig ausgezogene Schale ist einem freibeweglichen Thiere eine unbequeme Bürde. Sie ist wegen der grossen Oberfläche ein Hinderniss der Locomotion. Eine Verkleinerung der Oberfläche wird bewirkt dadurch, dass sich bei den in Betracht kommenden Gasteropoden und Cephalopoden die Schale aufrollt, sei es in einer Ebene, sei es in einer Kegelspirale.

Im letzteren Falle ist die Schale fast immer rechts gewunden. Um zu bestimmen, ob eine Schale rechts oder links gewunden ist, stellt der Beobachter dieselbe (Fig. 443, p. 629) so vor sich hin, dass ihre Spitze nach oben, ihre Mündung nach unten gerichtet und dem Beobachter zugekehrt ist. Liegt dann die Mündung rechts, so ist die Schale rechts gewunden, liegt sie links, so ist die Schale links gewunden.

Eine ebenso auffallende, wie in den meisten Fällen unerklärte Erscheinung ist das Rudimentärwerden und schliessliche vollständige Schwinden der Schale, welches in fast allen Molluskenklassen, ja sogar innerhalb kleinerer Molluskengruppen constatirt werden kann. (Die Solenogastres innerhalb der Amphineuren, einzelne Heteropoden und Titiscania unter den Prosobranchiern, manche Pulmonaten, sehr viele Opisthobranchiata und die meisten heute lebenden Cephalopoden.)

Der Nachweis ist in fast allen Fällen sicher erbracht, dass die Formen mit rudimentärer oder fehlender Schale von Formen mit wohl entwickelter Schale abgeleitet werden müssen. Alle Nacktschnecken besitzen wenigstens auf jungen Entwickelungsstadien eine Schale.

Die Rudimentation der Schale in den verschiedenen Reihen vollzieht sich häufig unter folgenden Erscheinungen, auf die weiter unten näher eingegangen wird. 1) Die Schale wird zunächst eine innere, dann nimmt sie 2) an Grösse ab, so dass sie nicht mehr den ganzen Weichkörper bergen kann. 3) Der Eingeweidesack verstreicht. 4) Die Schale findet sich nur noch als isolirte Kalkkörperchen im Rückenintegument, 5) auch diese fehlen, und die Schale kommt nur noch embryonal vor.

Den Grund oder mit andern Worten den Nutzen des Rudimentärwerdens der dem Körper so eminent zum Schutze gereichenden Schale, welche in so hohem Grade bestimmend auf die Gesammtorganisation der Weichthiere zurückwirkt, vermag man nur in wenigen Fällen deutlich zu erkennen. Wie in jeder grösseren Abtheilung des Thierreiches, so vermag sich auch in den verschiedenen Molluskengruppen die Organisation den verschiedensten Verhältnissen anzupassen.

Ich will einige Fälle, in denen der Nutzen der Schalenrudimentation einigermaassen einleuchtet, citiren:

1) Bei freischwimmenden pelagischen Thieren. Die Schale beschwert den Körper zu sehr und bietet zu grossen Reibungswiderstand.

2) Bei Testacella und Verwandten, Regenwurmjägern, welche die Würmer bis in ihre engen Gänge und Röhren verfolgen.

3) Bei Schnecken, die im dichten Korallen-, Bryozoen-, Hydroid- oder Algengestrüpp weiden. (Viele Nudibranchier.)

Bei Verlust der Schale treten meist compensatorische Schutzeinrichtungen auf: grosses Regenerationsvermögen besonders der leicht abfallenden Körperanhänge, Selbstamputation, Schutz durch Nesselzellen, Schutzfarben (?), Schreckfarben (??).

Die räuberischen Cephalopoden sind geschützt durch die mit einer sehr hoch entwickelten Organisation im Einklang stehenden Geschicklichkeit im Schwimmen, das gut ausgebildete Sehvermögen, die grosse Muskelkraft, die starken Kiefer, das entleerte Secret des Tintenbeutels, den zum Theil mimetischen Farbenwechsel u. s. w.

Bei verschwundener Schale erhalten sich immer gewisse Organisationsverhältnisse, die nur als Reminiscenzen eines beschalten Zustandes verständlich sind. (Beispiel: seitliche Lage der Geschlechtsöffnung, der Nierenöffnung und zum Theil auch des Afters bei den Nudibranchien.)

Chemische Zusammensetzung der Schale.

Die Molluskenschale besteht zum grössten Theil aus kohlensaurem Kalk mit Spuren von phosphorsaurem Kalk und einer dem Chitin verwandten organischen Grundlage, dem Conchiolin. Ausserdem können verschiedene Farbstoffe in der Schale vorkommen.

Structur der Schale.

Die Schale der Lamellibranchier besteht aus drei geschichteten Lagen, einer äusseren, einer mittleren und einer inneren, der äusseren Oberfläche des Mantels anliegenden. Die ganze Schale ist als eine Cuticularbildung aufzufassen.

Die äussere Schicht (Schalenoberhaut, Epidermis, Cuticula, Periostracum) ist der physikalischen Beschaffenheit nach hornartig und entbehrt der Kalksalze. An den älteren Theilen der Schale geht sie gewöhnlich verloren.

Die mittlere Schicht (Säulenschicht, Prismenschicht, Porzellanschicht) besteht aus meist auf der Schalenoberfläche senkrecht stehenden, dicht gedrängt stehenden, schlanken Kalkprismen (Kalkzellen, Kalksäckchen).

Die innere Schicht (Perlmutterschicht) hat ein fein-blättriges Gefüge. Die sehr dünnen, durchscheinenden Kalkblätter, welche sie zusammensetzen, sind zart wellenförmig gefältelt. Dadurch werden an der inneren, dem Mantel aufliegenden Oberfläche dieser Schicht dicht gedrängte, wellenförmig verlaufende Linien erzeugt, welche durch Inter-

ferenz den Perlmutterglanz bedingen. Die Perlen der Perlmuscheln bestehen aus der Substanz dieser Schicht.

Im einzelnen bietet die Beschaffenheit der drei Schichten hier und bei den übrigen Mollusken grosse Verschiedenheiten.

Die äussere und die mittlere Schicht werden am freien Mantelrande, die innere vom Epithel der ganzen äusseren Oberfläche des Mantels gebildet.

Was die Structur der Schalen der Gasteropoden und Cephalopoden anbetrifft, so besteht die Hauptmasse derselben aus der mittleren oder Porzellanschicht, die aber eine von der der Lamellibranchier sehr abweichende Structur besitzt. Nur selten (bei einigen Gasteropoden) ist diese Schicht aussen von einem Schalenhäutchen überzogen. Auch die innere Perlmutterschicht fehlt sehr häufig.

Wachsthum der Schale.

Es ist lehrreich, das Wachsthum der Molluskenschale mit dem Wachsthum des Arthropodenexoskeletes zu vergleichen. Bei den Arthropoden entwickelt sich das mit der Molluskenschale vergleichbare chitinige Exoskelet an der gesammten Oberfläche des Körpers und seiner Anhänge. Dieses Skelet, einmal gebildet und erhärtet, sargt den Körper allseitig ein, weist ihm eine bestimmte Ausdehnung an, ist nicht wachsthumsfähig. Daher bei den Arthropoden die das Wachsthum des Körpers allein ermöglichenden Häutungen. Die Schale der Mollusken hingegen ist eine offene. Sie hat bei den Gasteropoden und Cephalopoden die Gestalt eines um eine Axe herum gewundenen Kegelmantels. Die Oeffnung liegt an der Basis des Kegels. Indem hier zum Mündungsrande der Schale immer neue Schalentheile hinzugefügt werden, wächst die Schale, ohne im Wesentlichen ihre Form zu verändern, mit dem fortwachsenden Thier. Die Zuwachsstreifen an der Oberfläche der Schale verrathen uns noch bei der erwachsenen Schnecke die Wachsthumsphasen ihrer Schale. Bei dem Wachsthum des Thieres bleiben entweder die ältesten obersten Windungen immer noch vom obersten Ende des Eingeweidesackes erfüllt, wie das bei den meisten Schnecken der Fall ist, oder sie werden vom Thier aufgegeben, das sich also beim Wachsthum der Schale immer weiter von der Spitze derselben zurückzieht. Dabei bleiben die verlassenen, ältesten und obersten Windungen entweder leer, oder sie werden ganz oder theilweise mit Schalensubstanz ausgefüllt. In diesem letzteren Falle können die obersten Windungen successive verloren gehen, abgeworfen werden. Nautilus und Verwandte bilden beim Wachsthum periodisch in immer grösser werdenden Abständen quere Scheidewände, so dass die verlassene Schale gekammert und mit Gas erfüllt ist, während das Thier in der zuletzt gebildeten grössten, nach aussen offenen Wohnkammer sitzt.

In ganz ähnlicher Weise erfolgt das mit dem Wachsthum des Körpers gleichen Schritt haltende Wachsthum der Schale der Muscheln dadurch, dass dem freien Rande der Schalenklappen vom Mantelrande her immer neue Schalensubstanz (Oberhäutchen und Prismenschicht) zugefügt wird, während die ganze äussere Mantelfläche der Innenfläche der so gebildeten Schale neue Lagen der Perlmutterschicht von innen hinzufügt. Auch an der Oberfläche der Muschelschale können wir an den concentrischen Zuwachsstreifen die aufeinanderfolgenden Phasen ihres Wachsthums verfolgen.

B) Specielles.

1. Amphineura. Vergleiche den vorhergehenden Abschnitt p. 605—608.

2. Gasteropoda.

Zu dem oben über die Gasteropodenschale Gesagten wollen wir hier nur noch Weniges hinzufügen. Die Schale ist spiralig um eine Axe aufgerollt, das ist die Regel. Selten ist die Spirale so stark niedergedrückt, dass, wie z. B. bei Planorbis, die Windungen fast in eine Ebene zu liegen kommen und eine fast symmetrische Schale zu Stande kommt. — Es giebt aber auch nicht gewundene, symmetrische Gasteropodenschalen, und diese erheischen unsere besondere Aufmerksamkeit. Es sind dies vor allem die napfförmigen oder ziemlich flach-kegelförmigen Schalen der Patelliden und Fissurellen. Da wir 1) die Gasteropoden von bilateral-symmetrischen Stammformen mit symmetrischer Schale ableiten müssen, da 2) die Fissurelliden unter allen Gasteropoden in ihrer Organisation zweifellos der Stammform am nächsten stehen, und sie 3) in dieser Organisation eine auffallende Symmetrie zur Schau tragen, so läge der Gedanke nahe, ihre symmetrische Schale für eine ursprünglich-symmetrische zu halten. Gewisse Verhältnisse des Nervensystems, besonders die Kreuzung der Pleurovisceralconnective, im Verein mit andern Umständen, die später eingehend erörtert werden sollen, machen es sicher, dass die napfförmige Fissurellaschale eine secundär-symmetrische ist, das heisst, dass die Fissurella von Formen abstammt, welche eine spiralig gewundene Schale besassen. Das Gleiche gilt für die Patellen. Damit stimmt die wichtige Thatsache überein, dass die junge Schale von Fissurella asymmetrisch und gewunden ist und nur ganz allmählich in die symmetrische Form übergeht (Fig. 442 G, H), dass ferner die scheinbar symmetrische Schale gewisser naher Verwandter von Fissurella und Patella bei genauerem Zusehen etwas asymmetrisch ist, indem besonders die Spitze excentrisch oder etwas schief gerichtet ist und dass schliesslich

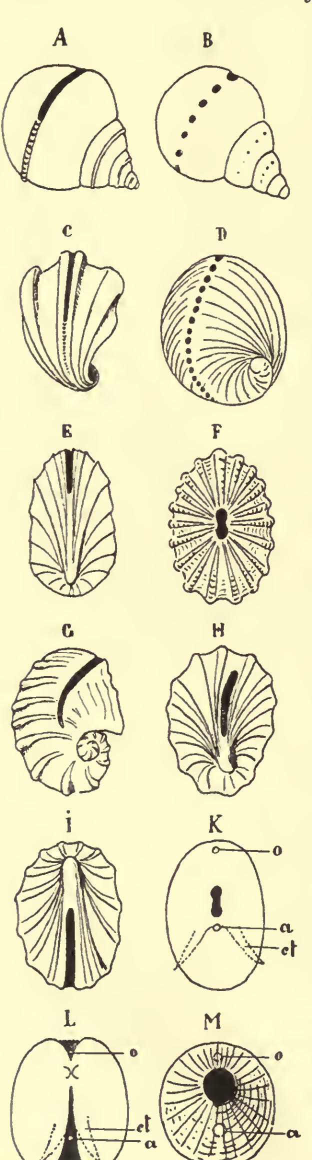


Fig. 442. **Schalen von *A* Pleurotomaria, *B* Polytremaria, *C* und *E* Emarginula, *D* Haliotis, *F* Fissurella, *G* und *H* Entwickelungsstadien der Fissurellaschale. *I* Schale der umgedrehten Gasteropodenstammform mit marginalem Schalenschlitz, *K* idem mit apicalem Schalenloch, *L* Muschelschale, *M* Dentaliumschale, vom apicalen Schalenschlitz aus gesehen. Die Löcher und Schlitze der Schale schwarz gezeichnet. *o* Mund, *a* After, *ct* Ctenidium.**

andere nahe Verwandte von Fissurella, wie Haliotis, Scissurella, Pleurotomaria, spiralig gewundene Schalen besitzen (Fig. 442 A, B, C, D).

Die Fissurelliden, viele Pleurotomariidae und die Haliotidae, also gerade die ursprünglichsten Gasteropoden, zeigen eigenthümliche Durchbrechungen der Schale, die vereinzelt auch in andern Abtheilungen vorkommen und welche unsere Beachtung verdienen. Diese Durchbrechungen liegen über dem für diese Abtheilungen charakteristischen Mantelschlitz, der schon früher besprochen wurde, und sie stellen überall eine Communication zwischen Mantelhöhle und Aussenwelt dar, speciell auch für den Fall, dass die Mündung der Schale, d. h. der Schalenrand der Unterlage dicht aufliegt. Bei Scissurella, Pleurotomaria, Emarginula handelt es sich um einen medianen Einschnitt am vorderen Schalenrand, der dem Defecte, d. h. dem Einschnitt im Mantel entspricht. So verhält sich Fissurella in der Jugend, bei weiterer Entwickelung aber wächst die Schale ganzrandig fort, so dass bei der erwachsenen Fissurella die Oeffnung oben ganz in der Nähe der Spitze der Schale liegt. Unter ihr liegt der oben in der Mantelhöhle befindliche After. Würde der Schaleneinschnitt vom vorderen und hinteren Rande ausgehen und sehr tief sein, so würde eine zweitheilige Schale entstehen, die sich mit der zweiklappigen Schale der Lamellibranchier vergleichen liesse. Es ist in der That wahrscheinlich, dass dem Schaleneinschnitt eine grössere phylogenetische Bedeutung zukommt. Bei Haliotis handelt es sich um eine Reihe solcher die Schale durchbrechender Löcher, indem sich der Vorgang der Bildung des Fissurellaloches beim Wachsthum der Haliotis vielfach wiederholt, wobei aber die älteren Oeffnungen immer wieder durch Schalensubstanz verschlossen werden, und die jüngeren nur so lange offen bleiben, als sie über der Athemhöhle liegen.

Bei zahlreichen Prosobranchiern (den früheren Siphoniaten) findet sich am Spindelrand der Schale eine Furche, welche eine Rinne des Mantelrandes aufnimmt. Diese Rinne ermöglicht eine Communication der Mantelhöhle mit der Aussenwelt auch dann, wenn die Schale durch den Deckel verschlossen ist. Häufig zieht sich die Rinne in einen kürzeren oder längeren Fortsatz, den Schnabel aus, welcher einen entsprechenden rinnenförmig ausgehöhlten Fortsatz des Mantels, den Sipho, in sich aufnimmt. Dieser letztere kann dadurch, dass sich die Ränder der Rinne aneinanderlegen, zu einem Rohre werden.

Wie schon erwähnt, sind die Schalen der meisten Gasteropoden rechtsgewunden. Doch giebt es einzelne Familien, Gattungen oder Arten,

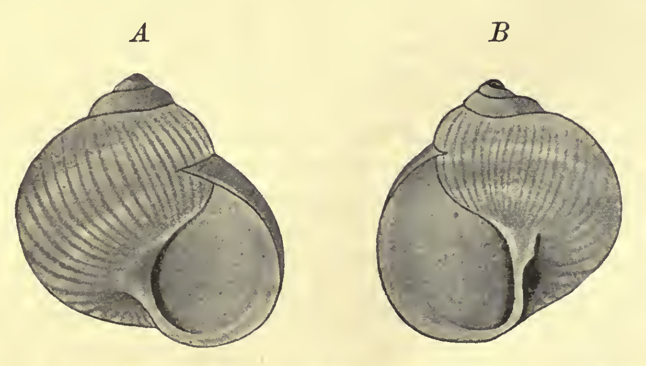


Fig. 443. ***A*** **Rechtsgewundene,** ***B*** **linksgewundene Schale von Helix pomatia.**

bei denen die Schale linksgewunden ist. Bei rechtsgewundenen Arten giebt es hier und da linksgewundene Individuen und umgekehrt. Interessant ist, dass gewisse linksgewundene Arten im Weichkörper die Asymmetrie der rechtsgewundenen, andere die entgegengesetzte, der Schale entsprechende, aufweisen. Darüber später.

Was das Wachsthum der Schalen anbetrifft, bei welchem u. a. die Fähigkeit der Thiere, früher gebildete Schalensubstanz wieder aufzulösen, von Interesse ist, so muss auf die Handbücher der Conchyliologie verwiesen werden, ebenso für alles, was die specielle Gestalt der Schale, ihre Altersunterschiede, den Deckel etc. anbetrifft.

Fortschreitende Rudimentation der Schalen kommt in jeder der 3 Hauptabtheilungen der Gasteropoden vor. Während sie aber unter den Prosobranchiern nur bei den pelagisch lebenden, freischwimmenden Heteropoden und bei Titiscania beobachtet wird, ist sie bei den Pulmonaten schon viel häufiger und gar bei den Opisthobranchiern so verbreitet, dass die meisten Vertreter dieser Abtheilung mit Bezug auf die Schale auf irgend einer Stufe der Rudimentation stehen. Zahlreiche Opisthobranchier haben sogar im erwachsenen Zustande jede Spur einer Schale eingebüsst (Pteropoda gymnosomata, Nudibranchia, die meisten Ascoglossa), aber auch diese besitzen wenigstens in der frühesten Jugend eine gewundene Schale, zu deren Verschluss sogar noch ein, wie bei den Prosobranchiern, vom Fusse gebildeter Deckel dienen kann.

Die Rudimentation der Schale erfolgt in den verschiedenen Reihen häufig in folgenden Hauptetappen und unter folgenden Begleiterscheinungen:

a) Die wohl entwickelte Schale ist nicht mehr geräumig genug, um den ganzen Körper zu bergen.

b) Die kleiner und dünner werdende Schale wird dorsalwärts von Verbreiterungen des Mantels theilweise oder ganz umwachsen.

c) Bei kleiner (zugleich napf-, schild-, ohrförmig) werdender Schale beginnt der ursprünglich bruchsackartig hervortretende Eingeweidesack zu verstreichen, sich nicht mehr deutlich vom übrigen Körper abzuheben. Die in ihm enthaltenen Eingeweide vertheilen sich gewissermaassen in und auf der Rückenseite des Fusses.

d) Die äussere Asymmetrie des Körpers macht immer mehr einer äusseren Symmetrie Platz, während die innere Asymmetrie nie ganz verschwindet.

e) Die Schale reducirt sich auf eine Ansammlung isolirter Kalkkörner im Integument des verstrichenen Eingeweidesackes.

f) Keine Spur eines besondern Eingeweidesacks mehr; Kalkkörper im Rückenintegument der langgestreckten Nacktschnecke.

g) Auch keine isolirten Kalkkörperchen mehr im Rückenintegument.

Ueber die Rudimentation der Schale bei Opisthobranchiern und Pulmonaten vergleiche auch den Abschnitt über den Mantel.

Hübsch ist auch die Heteropodenreihe:

Atlanta. Schale zwar sehr dünn und leicht, aber gross und spiralig gewunden (mit Einschnitt an der Mündung), das Thier kann sich vollständig in dieselbe zurückziehen und dieselbe vermittelst eines am deutlich gesonderten Metapodium entwickelten Deckels verschliessen.

Carinaria. Schale dünn, zart, leicht, napfförmig, bedeckt den noch grossen, gestielten Eingeweidesack, ist aber nicht im Stande, den

langen und dicken cylindrischen Körper und den Fuss zu beherbergen. Kein Deckel.

Pterotrachea. Eingeweidesack klein, keine Schale, kein Deckel.

3. Lamellibranchiata.

Die beiden seitlichen Schalenklappen der Lamellibranchier sind dorsalwärts, am sogenannten Schlossrand, durch das Schlossband (Ligamentum) und durch das Schloss verbunden. Das Schlossband wirkt als Antagonist der Schalenmuskeln, von denen später die Rede sein wird, und die, wenn sie sich contrahiren, die Schale schliessen. Das Schlossband besteht gewöhnlich aus zwei Schichten, einer äussern nicht elastischen und einer innern elastischen. Die äussere nicht elastische geht in die Oberhaut (Periostracum) der Schale über. Diese Continuität beider Schalen durch das Schlossband auf der Rückenseite des Körpers lässt auch die Muschelschale streng genommen als aus einem einzigen dorsalen Stück bestehend erscheinen, welches rechts und links ventralwärts zu den Schalenklappen ausgewachsen ist. Die innere

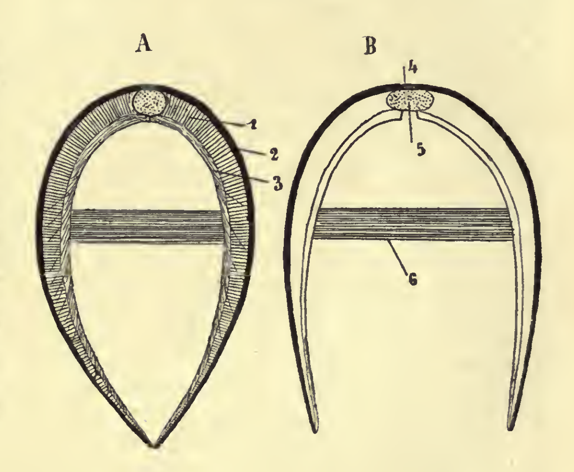


Fig 444. **Schemata zur Demonstration des Oeffnungs- und Schliessungsmechanismus der Muschelschale.** 1, 2, 3 Die drei Schichten der Schale, 1 Prismenschicht, 2 Cuticula oder Periostracum, 3 Perlmutterschicht. *A* Schale geschlossen durch Contraction des Schliessmuskels 6, wobei der elastische innere Theil des Schlossbandes (5) comprimirt wird. *B* Schale bei Erschlaffen des Schliessmuskels durch Druckelasticität des inneren Theiles des Schlossbandes geöffnet. 4 Nicht-elastischer äusserer Theil des Schlossbandes, welcher sich in das Periostracum fortsetzt.

Schicht ist elastisch, kalkhaltig und wird als Knorpel bezeichnet, unpassenderweise, da sie histologisch mit Knorpelgewebe nichts zu thun hat. — Das Band ist entweder ein äusseres, wenn es dorsalwärts zwischen Vorsprüngen des Schlossrandes der Muschel frei zu Tage tritt, oder ein inneres, wenn es sich zwischen den aneinanderliegenden Schlossrändern selbst ausspannt, die dann jederseits eben zur Aufnahme des Schlossbandes grubenförmig vertieft sind. Diese Vertiefungen kann man dadurch leicht von den Vertiefungen des Schlosses unterscheiden, dass sie rechts und links an gegenüberliegenden Stellen am Schlossrand vorkommen, während den Gruben, Löchern, Furchen des Schlosses selbst, die sich an dem einen Schlossrand finden, Zähne, Leisten etc. am gegenüberliegenden Schlossrand entsprechen.

Befindet sich der elastische Knorpel in der Ruhelage, wie dies bei der todten Muschel oder bei erschlafften Schalenschliessmuskeln des lebenden Thieres der Fall ist, so klafft die Muschel an ihrem ventralen freien Rande. Contrahiren sich die Schalenschliesser, so wird — wie es scheint in allen Fällen — der Knorpel comprimirt, während stets beim

Erschlaffen der Schalenschliesser die Schale durch Druckelasticität des Bandknorpels wieder geöffnet wird (Fig. 444).

Die Beschaffenheit von Band und Schloss liefert systematisch wichtige Charaktere.

Für die besondere Gestalt der Schale verweisen wir auf die systematisch-zoologischen Werke und begnügen uns mit folgenden Bemerkungen.

Die Schale der Lamellibranchier ist ursprünglich symmetrisch, d. h. beide Schalenklappen sind einander — abgesehen von der fast immer asymmetrischen Beschaffenheit des Schlossrandes — spiegelbildlich gleich. Dieser Zustand erhält sich bei den meisten Lamellibranchiaten. Die beiden Schalenklappen können aber ungleich, d. h. die Schale (und mit ihr der Weichkörper, doch dieser letztere in viel geringerem Maasse und in nebensächlichen Dingen) kann asymmetrisch werden. Diese Asymmetrie ist wohl — soweit sich dies zur Zeit beurtheilen lässt — ursprünglich bedingt durch festsitzende Lebensweise.

Bei der Auster ist die linke Schalenklappe mit der Unterlage fest verkittet. Diese Klappe ist dicker und gewölbter, bauchiger, sie dient gewissermaassen als Becken zur Aufnahme des Weichkörpers, während die rechte Schalenklappe nur mehr als Deckel functionirt und dünner, abgeplattet erscheint. Die linke Schalenklappe wird hier zur unteren, die rechte zur oberen. Dass diese Bezeichnungen oben und unten morphologisch ebensowenig Gültigkeit haben, wie etwa bei den Pleuronecten unter den Fischen, braucht wohl nicht noch besonders hervorgehoben zu werden. Bald ist die linke, bald die rechte Schalenklappe die festsitzende, und dies oft innerhalb einer und derselben Gattung (Chama) oder sogar Art (Aetheria). Festsitzende, ungleichklappige Muscheln sind z. B. ausser den schon genannten: Spondylus, Gryphaea p. p., Exogyra p. p. und ganz besonders auch die fossilen Hippuriten (Rudisten), bei denen die rechte Schalenklappe die Gestalt eines hohen, mit der Spitze aufgewachsenen Kegels annimmt, während die linke Klappe wie ein Deckel aussieht. Aber die kegelförmige rechte Klappe ist innen nicht entsprechend ausgehöhlt, sondern fast ganz mit Schalensubstanz ausgefüllt, so dass der vom Thiere bewohnte Raum zwischen unterer und oberer Klappe trotz der Gestalt der Schale ein sehr niedriger ist.

Aehnliche Verhältnisse finden sich bei gewissen fossilen Chamaceen. Bei Requienia ist die linke Schale spiralig ausgewachsen und mit der Spitze festgewachsen, während ihr die spiralig gewundene, flache rechte Schale deckelartig aufliegt und so die ganze Schale einem durch einen Deckel verschlossenen Gasteropodengehäuse ausserordentlich ähnlich wird.

Es giebt aber auch freie, nicht festsitzende Muscheln, die ungleichklappig sind, z. B. manche Pectiniden. Zahlreiche Eigenthümlichkeiten der Organisation (rudimentärer Fuss, Beschaffenheit des Mantelrandes, Fehlen der Siphonen) weisen aber darauf hin, dass diese Formen von sedentären abstammen. Für andere inäquivalve Formen lässt sich freilich keine Beziehung zu einer früheren sedentären Lebensweise darthun.

Als Beispiel einer inäquivalven Muschel, bei der die der Unterlage aufliegende Schalenklappe flach, die obere aber etwas gewölbt ist, citire ich die interessante Form Anomia. Die untere Schalenklappe ist hier die rechte; sie schmiegt sich in ihrer Gestalt ganz genau der Gestalt der Unterlage an, so dass sie z. B. die Sculptur der Pecten- und Austerschalen, auf denen Anomia häufig festsitzt, genau wiederholt. In der rechten, aufliegenden Schalenklappe findet sich ein Loch, in welches das sogenannte Schliessknöchelchen (verkalkter Byssus) hineinpasst, vermittelst

dessen die Muschel mit der Unterlage verkittet ist. Die Entwickelungsgeschichte klärt die Bedeutung dieses Loches auf, welches anfänglich ein einfacher Ausschnitt am Schalenrande ist, wie er auch bei andern Muscheln vorkommt und zum Durchtritt des Byssus dient. Bei weiterem Wachsthum der Schale wird dieser Ausschnitt von der Schale gewissermaassen umwachsen und entfernt sich so scheinbar vom Rande, mit dem er aber in Wirklichkeit immer noch zusammenhängt (Fig. 445). Bei verwandten Formen (Carolia) wird schliesslich dieses Loch ganz durch homogene Kalkmasse verschlossen.

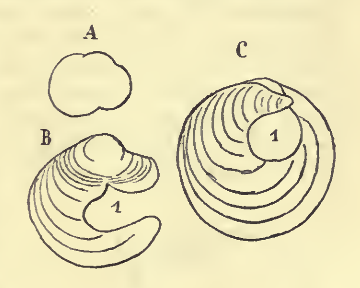


Fig. 445. 3 Entwickelungsstadien der rechten Schalenklappe von Anomia. *A* Sehr junge Schale. *B* Aeltere Schale mit Byssusausschnitt. *C* Noch ältere Schale, Byssusausschnitt von der Schale umwachsen und zu einem Loch in der rechten Schalenklappe geworden. Nach Morse.

Schaleneindrücke. Verschiedene Organe der Muscheln, welche sich an die innere Oberfläche der Schale anheften oder ihr dicht anliegen, rufen auf derselben mehr oder weniger deutliche Eindrücke hervor, welche man an den leeren Muschelschalen erkennen kann. Die Kenntniss dieser Eindrücke ist aus naheliegenden Gründen besonders für den Paläontologen von grosser Bedeutung. Sie erlauben einen sicheren Rückschluss auf gewisse Organisationsverhältnisse des Weichkörpers, der sich nicht erhalten konnte.

1) Die deutlichsten Eindrücke sind die, welche die Schalenschliessmuskeln hervorbringen. Wo zwei kräftige Schalenschliesser vorhanden sind, ein vorderer und ein hinterer (bei den sogenannten Dimyariern), finden sich auf der Innenseite einer jeden Schalenklappe in entsprechender Lage auch zwei Schaleneindrücke (Fig. 446). Wo der vordere Schalenschliessmuskel rudimentär, dafür aber der hintere ausserordentlich kräftig wird und nach vorn gegen die Mitte der Schale hinrückt (Monomyarier), findet sich nur ein grosser Muskeleindruck (Fig. 447). Immer liegt der After in unmittelbarer Nähe des (bei den Monomyariern einzig vorhandenen) hinteren Schalenschliessers.

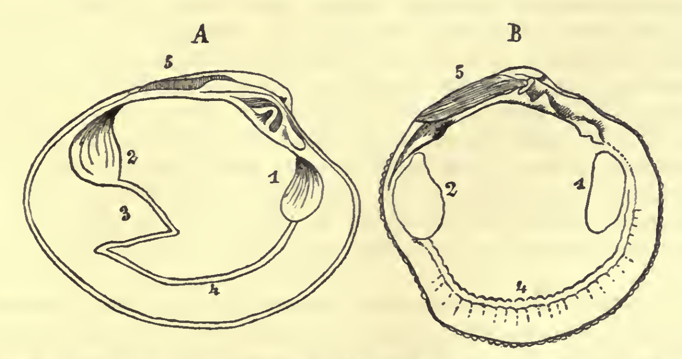


Fig. 446. **Dimyarier,** Innenseite der linken Schalenklappe, *A* von **Cytherea chione** (Sinupalliata), *B* von **Lucina pennsylvanica** (Integripalliata). 1 Eindruck des vordern, 2 des hintern Schliessmuskels, 3 Sinus der Mantellinie 4, 5 Schlossband.

2) Dem Schalenrand parallel, in geringerer oder grösserer Entfernung von demselben, sieht man an der Innenseite der Schalenklappen die sogenannte Mantellinie hinziehen, welche durch die den Mantelrand an den Schalenklappen befestigenden Muskelfasern hervorgerufen wird.

Der Verlauf dieser Mantellinie erfährt bei den mit Siphonen ausgestatteten Muscheln eine charakteristische Modification, indem die Linie im hinteren Theile der Muschel plötzlich nach vorn und oben umbiegt, um dann wieder nach hinten und oben zum unteren Rande des hinteren Schalenmuskels hinzuziehen. Es bildet also die Mantellinie hier eine nach hinten offene Bucht, den Mantelsinus, die man systematisch verwerthet hat (Sinupalliata, Integripalliata) (Fig. 446). Diese Bucht kommt in folgender Weise zu Stande. Die Siphonen können durch besondere Muskeln verkürzt und zurückgezogen werden, welche sich jederseits mit einer der Gestalt des Mantelsinus entsprechenden Basis an die Innenfläche der Schalenklappen ansetzen. Der Mantelsinus entspricht eben dem Eindrucke dieser Siphoretractoren und ist um so grösser und deutlicher, je kräftiger diese Retractoren und je besser ausgebildet die Siphonen selbst sind.

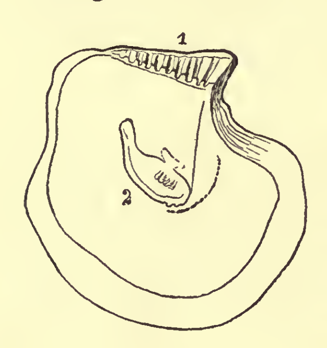


Fig. 447. **Monomyarier,** Innenseite einer Schalenklappe von **Perna Ephippium.** 1 Schlossrand, 2 Schliessmuskeleindruck.

3) Zu den sub 1 und 2 erwähnten Schaleneindrücken, welche die deutlichsten und constantesten sind, können noch andere hinzukommen, welche von den Retractoren und Protractoren des Fusses, von den Muskeln oder Bändern, die den Eingeweidesack an die Schale befestigen u. s. w., herrühren, auf deren Beschreibung wir aber verzichten müssen.

Bei den meisten Lamellibranchiern passen die Ränder der beiden Schalenklappen bei geschlossener Schale genau aufeinander, so dass der Weichkörper des Thieres dann vollständig von der Aussenwelt abgeschlossen ist (geschlossene Schalen). Es giebt aber auch Schalen, die im geschlossenen Zustande hinten oder, was der häufigere Fall ist, hinten und vorn mehr oder weniger weit klaffen (z. B. Myadae, Glycymeridae, Solenidae). Der Grund dieser Erscheinung liegt in der starken Entwickelung der Siphonen (und des Fusses), die nur mit Mühe oder nur zum Theil (Myadae, Solenocurtus) in die Schale zurückgezogen werden können. Solche offene Schalen besitzen auch die meisten Bohrmuscheln, deren Schalenverhältnisse, zumal bei Ausbildung accessorischer Schalenstücke oder von Kalkröhren, sehr interessant sind. Unsere besondere Aufmerksamkeit verdient die Reihe Pholas — Jouannetia. Die wichtigsten Etappen in der Reihe sind Pholas, Pholadidea und Jouannetia.

Die Schale von Pholas ist in der Längsrichtung gestreckt, sie klafft vorn und unten zum Durchtritt des kurzen, stempelförmigen Fusses und hinten zum Durchtritt der stark entwickelten Siphonen. Auf der Rückenseite der Schale entwickeln sich bis drei accessorische Schalenstücke (Prosoplax, Mesoplax, Metaplax).

Die Schale von Pholadidea sieht der von Pholas ziemlich ähnlich. Sie klafft beim jungen Thier vorn zum Austritt des Fusses ganz wie bei Pholas. Hinten setzt sich jede Schalenklappe in einen hornigen Fortsatz fort, auf den ein accessorisches, trogförmig ausgehöhltes Schalenstück (Siphonoplax) folgt. Das Siphonoplax der einen Schalenklappe bildet mit dem der anderen Klappe eine häufig durch Verschmelzung ganz einheitlich werdende Röhre zur Aufnahme der Siphonen. 2 Prosoplaxstücke sind vorhanden; Meso- und Metaplax rudimentär. Im erwachsenen Zustand sistirt die Bohrthätigkeit, und die vordere klaffende Oeffnung wird durch Ausscheidung eines accessorischen Stückes, des sogenannten Callum, vollständig geschlossen. Der ausser Function gesetzte Fuss atrophirt. Die Muschel kann sich in dem Material, in das sie sich gebohrt hat, nicht mehr bewegen.

Die Schale der erwachsenen Jouannetia ist in der Längsrichtung stark verkürzt, kugelig, das Thier kann sich in dem kugelrunden Loch, das es sich in einem Korallenblock ausgehöhlt hat, nicht bewegen. Eine für das Thier fatale Lageveränderung im Loche würde auch verhindert durch den hinteren Zungenfortsatz der Schale, der aber nur der rechten Schalenklappe zukommt. Die Schale ist vorne vollständig geschlossen; der Fuss fehlt (vergl. auch die Fig. 411, 412 und 449).

Zum Verständniss dieser Verhältnisse bei Jouannetia verhilft uns die Entwickelungsgeschichte. Die Schale des jungen Thieres stellt eine Kugelcalotte dar, deren Höhe kaum die Hälfte des Radius der ganzen Kugel beträgt. Sie bedeckt den hinteren und oberen Theil des Weichkörpers, ihre freien Ränder umgrenzen somit eine ausserordentlich grosse Oeffnung, welche der vorderen, zum Durchtritt des Fusses dienenden klaffenden Oeffnung von Pholas entspricht. In der That besitzt Jouannetia auf diesem „Pholasstadium" einen Fuss. Mit Hülfe des vorderen Schalenrandes das Gestein unter Drehungen des Körpers „raspelnd", höhlt sie sich ein Loch, das vermöge der Kugelcalottengestalt der Schale kugelig wird. Ist dieses fertig, so scheidet das Thier am freien Rande der Schale neue accessorische Schalensubstanz, das „Callum", ab und „indem der Mantelrand den Wandungen des Wohnloches folgt, wird auch hier (wie bei Teredo) die Form der accessorischen Schale durch die des Loches bedingt, sie ergänzt deshalb nothwendiger Weise die ursprüngliche Calotte zur Kugelform".

Ich gehe nun unter Vernachlässigung einiger verwandter Formen (Martesia, Teredina, Xylophaga, Gastrochaena, Fistulana), die ähnliche Verhältnisse darbieten, zum Schiffsbohrwurm Teredo (Fig. 413) über. Das Thier besitzt einen langgestreckt röhrenförmigen Mantel, der sich nach hinten in zwei lange Siphonen verlängert. Der Rumpf liegt im Vorderende des Mantels. Teredo bohrt cylindrische Gänge im Holz. Die beiden Schalenklappen sind im Verhältniss zum Körper sehr klein und umfassen als dreilappige Stücke reifenförmig das Vorderende des Mantels. Die so gestaltete rudimentäre Schale klafft vorn (zum Durchtritt des stempelförmigen Fusses) und hinten sehr stark. Der Mantel sondert ausserdem an seiner ganzen Oberfläche eine das Bohrloch von innen austapezirende kalkige Röhre aus, welche mit den Schalenklappen nicht verschmilzt. Zwei kleine accessorische Schalenstücke, die sogenannten Paletten, liegen an der Stelle, wo sich die Siphonen trennen. Wenn das Thier mit seinem Vorderende in das umgebende Wasser vorragt, so schliesst sich die Kalkröhre vorn calottenförmig.

Aehnliche Verhältnisse finden sich bei Aspergillum (Brechites) (Fig. 414 u. 448) und Clavagella. Wir können hier an der keulenförmigen Schale, welche mit dem vorderen dickeren Ende in Felsen, Muschelschalen, Korallen oder im Sande steckt, die ächte und die falsche unterscheiden. Die falsche bildet weitaus den grössten Theil der Schalenröhre, sie entspricht der von Teredo abgesonderten Kalkröhre und ist auch zu vergleichen dem Callum der Pholaden. Die ächte aber ist sehr klein und zeigt sich ganz vorn an der Schale. Die beiden Schalenklappen dieser ächten, aber rudimentären Schale sitzen bei Aspergillum fast sattelförmig über dem vorderen Ende der Röhre (Fig. 414), in deren Substanz sie fest eingeschmolzen sind. Isolirt würden sie nicht nur vorn und hinten, sondern auch unten ausserordentlich weit klaffen. Die Schalenröhre ist am hinteren Ende offen, entsprechend den Oeffnungen der Siphonen, am vorderen aber durch eine der Lage nach dem Callum der Pholadiden entsprechende runde Scheibe verschlossen, welche ähnlich wie der Schwamm einer Giesskanne von Löchern durchbohrt ist. Diese Löcher

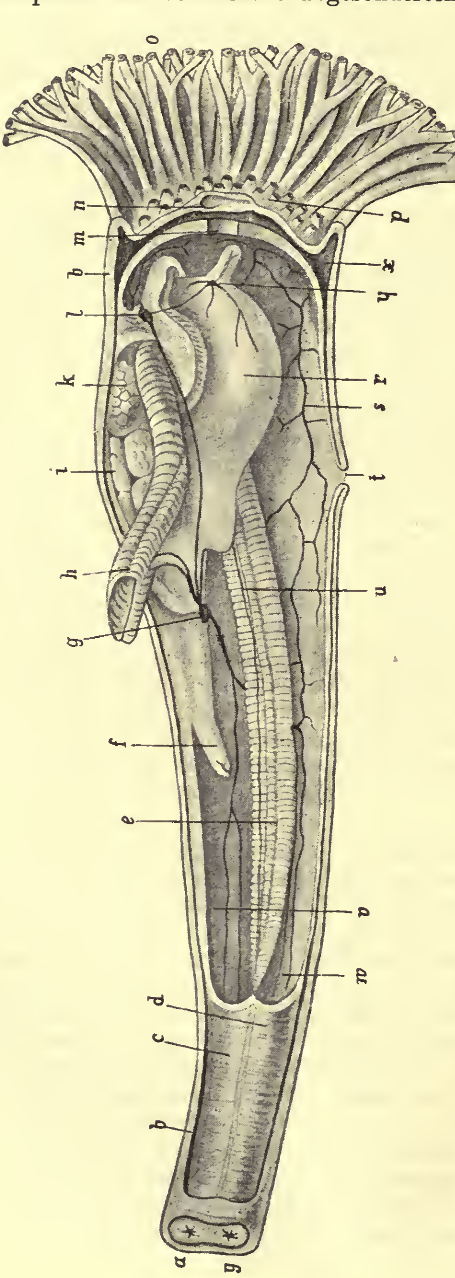


Fig. 448. **Anatomie von Aspergillum dichotomum**, Schale und Mantel der rechten Seite entfernt, nach LACAZE-DUTHIERS. *a* Mündung des Analsipho, *b* die Siphonen umschliessende Kalkröhre, *c* Analsipho, *d* Branchialsipho, *e* linkes Ctenidium, *f* Enddarm mit After, *g* Visceralganglion, *h* rechtes Ctenidium, *i* Herz, *k* ♀ Gonade, *l* Cerebralganglion, *m* vordere Mantel- und *n* vordere Schalenöffnung (der Fussöffnung des Mantels anderer Muscheln homolog), *o*, *p* zu Röhren verlängerte Löcher im vorderen Verschlussstück der Schale, *x* Hohlraum zwischen Mantel und Schale, *y* Pedalganglion an der Basis des rudimentären Fusses, *r* Rumpf (enthaltend die Eingeweidemasse), *s* Mantelnerv, *t* 4. Mantelöffnung, *u* Kiemennerv, *v* Analkammer, *w* Branchialkammer der Mantelhöhle, *y* äussere Oeffnung des Athemsipho.

können sich am Rande oder auch auf der ganzen Fläche der Scheibe zu sich bisweilen dichotomisch theilenden Kalkröhrchen ausziehen. In der Mitte der Scheibe erhält sich bisweilen eine enge, spaltförmige Oeffnung, welche der darunter liegenden Fussöffnung des Mantels entspricht, häufig aber vollständig verschlossen ist. Seltener erhält sich vorn in der ventralen Mittellinie noch eine Oeffnung, welche der früher besprochenen 4. Mantelöffnung entspricht.

Aspergillum steckt mit dem vorderen Ende im Schlamm oder Sand, aber die ganze Organisation des Thieres und besonders die Beschaffenheit des Gehäuses deuten auf eine frühere bohrende Lebensweise hin.

Clavagella, eine nahe Verwandte, bohrt in Gestein und Kalkschalen verschiedener Thiere. Das Gehäuse unterscheidet sich von dem des Aspergillum wesentlich dadurch, dass die Klappen der ächten Schale etwas grösser sind und dass nur die linke Klappe mit der Kalkröhre (falsche Schale) verschmolzen ist, während die rechte frei im Innern der Röhre liegt.

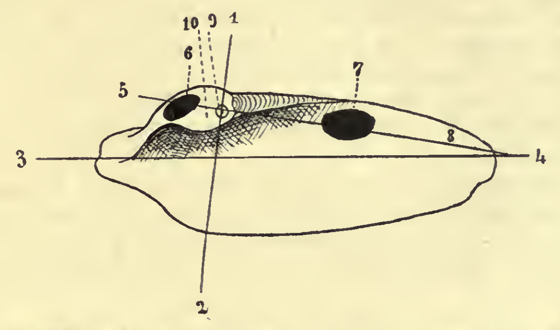


Fig. 449. **Pholas dactylus**, rechte Schale von innen, nach EGGER. 1—2 Drehaxe der Schalenbewegung, 3—4 Längsaxe der Schale, 5—8 Verbindungslinie der Schalenmuskeln, 6 vorderer Schalenmuskel, 7 hinterer Schalenmuskel, 9 Drehpunkt der Schalen, 10 nach aussen umgeschlagener, vorderer und oberer Schalenrand, an den sich der Schalenmuskel 6 anheftet, 6—9 kürzerer vorderer, 9—7 längerer hinterer Hebelarm.

Bei den Pholadiden spielt das zwar noch vorhandene Schlossband nicht mehr die Rolle eines Schalenöffners. In Folge einer eigenthümlichen Anordnung des vorderen Schalenschliessers wird hier das Oeffnen der Schale, soweit es möglich ist, durch Muskelthätigkeit ausgeübt. Der vordere und obere Rand der Schalenklappen ist nämlich nach aussen umgeschlagen, und der vordere Schalenmuskel setzt sich an diese äusseren Umschlagsränder an. Die Ansatzstellen sind also jetzt äussere, nicht innere, und die gesammte Schale ist einem zweiarmigen, die Längsrichtung des Körpers einnehmenden Hebel zu vergleichen, dessen Angelpunkt an der Stelle des Schlosses der übrigen Muscheln liegt. Contrahirt sich der vordere Schalenmuskel, so werden die beiden kürzeren, den vor dem Schloss liegenden Schalenpartien entsprechenden Hebelarme einander genähert, die längeren, hinteren und unteren Schalenpartien, als die längeren Hebelarme, von einander entfernt, d. h. die Schale klafft dann hinten und unten. Contrahirt sich der hintere Schalenschliesser, so werden die langen Hebelarme einander genähert, die Schale wird geschlossen.

4. Cephalopoda.

Die Cephalopoden sind wohl alle von uralten Formen abzuleiten, welche eine gekammerte Schale besassen, in deren letzter, grösster Kammer das Thier sass, während die übrigen Kammern leer, d. h. mit Gas erfüllt und nur von einem Fortsatz des Thieres, dem sogenannten Sipho, durchzogen waren. Unter allen heute noch lebenden Cephalopoden besitzt einzig und allein noch der lebende Vertreter der Tetrabranchiaten, der vergleichend-anatomisch höchst wichtige Nautilus, eine solche Schale. Zahlreiche fossile Verwandten des Nautilus, die man zu der Ordnung der Nautiloidea vereinigt hat, besassen eine ähnliche Schale, und das Gleiche gilt für die ungeheuer formenreiche Ordnung der Ammonoidea, die man, mit Recht oder Unrecht, als nahe Verwandte der Nautiloidea, d. h. als Tetrabranchiaten betrachtet. Bei fast allen diesen Thieren ist die Schale — im Gegensatz zu der Gasteropodenschale — wenn sie überhaupt gewunden ist, nach vorn (exogastrisch) eingerollt.

Eine Gruppe von Nautiloiden, zu der nur sehr alte Formen gehören (Cambrium — Untersilur), die Endoceratidae, zeichnete sich dadurch aus, dass bei gerader (d. h. nicht eingerollter) Schale die Luftkammern nicht hinter der Wohnkammer, sondern neben ihr lagen. Ein eigentlicher Sipho war nicht vorhanden, sondern es erstreckte sich das obere Ende des Eingeweidesackes, durch die Gaskammern eingeengt, bis hinauf in die Spitze der Schale.

Bei den Nautiloiden liegen, wie bei Nautilus, die Luftkammern immer über der Wohnkammer, und werden von einem häutigen, dünnen Sipho durchsetzt, der nur bei älteren Formen noch dick war und den oberen eingeengten und verlängerten Theil des Eingeweidesackes darstellte (Fig. 416).

Es giebt unter den Nautiliden Formen mit endogastrischer Einrollung der Schale. Diese Einrollungsrichtung kommt aber nie bei Formen mit vollständiger Spiraleinrollung vor.

Die Sutur- oder Lobenlinie, welche der Insertionsstelle der Scheidewände an der Innenwand der Schale entspricht, ist bei den Nautiloiden im Vergleich zu den Ammonoidea einfach.

Folgende Tabelle giebt einen Ueberblick über die Hauptformen der Schalen der Nautiloidea[1]):

„a) Orthoceras-Gruppe. Schale gerade oder unbedeutend gekrümmt. Silur — Trias.
b) Cyrtoceras-Gruppe. Schale hornartig gekrümmt, aber nicht regelmässig spiral eingerollt. Cambrium — Perm.
c) Gyroceras-Gruppe. Schale regelmässig spiral eingerollt; Windungen sich nicht berührend. Silur — Perm.
d) Nautilus-Gruppe. Schale regelmässig spiral eingerollt; Windungen sich berührend oder umfassend. Silur — Gegenwart.
e) Lituites-Gruppe. Schale anfangs regelmässig spiral eingerollt, später sich gerade streckend. Silur."

Der Sipho verläuft bald durch die Mitte, bald durch die Vorder-, bald durch die Hinterseite der Scheidewände.

1) Steinmann-Döderlein, Elemente der Paläontologie, 1890.

Die Schalen der fossilen Ammonoidea zeichnen sich durch die hohe Complication der Lobenlinie aus, die zickzackförmig gewunden verläuft. Diese Windungen können so complicirt werden, dass sie die Umrisse stark dendritisch verzweigter Blätter oder von Moosen etc. nachahmen. Dieses Verhalten wird hervorgerufen durch den entsprechend wellenförmigen Verlauf und die Fältelung des peripheren Theiles der Scheidewände, der sich an die Innenseite der Schale anheftet. Der Sipho ist bei den Ammonoidea immer sehr dünn und durchbohrt die Scheidewände fast immer an ihrer Hinterseite.

Ueber die Form der Ammonoidenschale sei folgende übersichtliche Zusammenfassung citirt [1]):

„Die Schale bildet in der Regel eine geschlossene, symmetrische Spirale mit sich berührenden oder umfassenden Windungen. Die ältesten Formen sind zum Theil gerade, oder in der Jugend noch nicht vollständig eingerollt. In verschiedenen Zweigen des Ammonoidea-Stammes macht sich zu verschiedenen Zeiten (Trias, Jura, Kreide) die Tendenz zum Aufgeben der geschlossen symmetrischen Spirale und zur Bildung sogenannter Nebenformen geltend. Dieser Process geht in der Mehrzahl der Fälle auf die Weise vor sich, dass zuerst die Wohnkammer sich vom vorhergehenden Umfange abhebt und nach und nach auch die inneren Windungen sich von einander lösen, wobei die Umgänge aber in einer Ebene bleiben — Crioceras-Stadium. Häufig wächst die Schale eine Strecke weit in gerader Richtung, biegt dann aber hakenförmig um — Ancyloceras-, Hamites-, Scaphites-Stadium, wenn sich die Ablösung auf die Wohnkammern beschränkt. Schliesslich entstehen ganz gestreckte Gehäuse — Baculites-Stadium. Weit seltener ist der Fall, in welchem die Windungen aus der Symmetrieebene heraustreten und sich nach Art einer Schneckenschale aufrollen, wobei die Windungen entweder mit einander in Berührung bleiben oder sich von einander ablösen — Turrilites-Stadium."

Die Schale aller bekannten Dibranchiaten, sowohl der ausgestorbenen wie der lebenden, befindet sich in einem mehr oder weniger rudimentären Zustande, insofern sie nirgends mehr das Thier auch nur in geringem Maasse beherbergen kann. Es handelt sich ausserdem immer um eine innere Schale, welche, auf der Vorderseite des Eingeweidesackes gelegen, von einer Falte des Integumentes überwachsen und bedeckt wird. Nur bei Spirula (Fig. 417) ist diese Umwachsung keine vollständige, indem die Schale an der Spitze des Eingeweidesackes noch eine Strecke weit frei zu Tage tritt.

Wir wollen zunächst die fossile Belemnitenschale (Fig. 450 C) betrachten. Diese Schale ist kegelförmig, gerade, gekammert, mit nahestehenden Scheidewänden, welche an ihrer Hinterseite (Bauchseite) zum Durchtritt des fadenförmigen Sipho durchbrochen sind, der von kurzen Kalkdüten umschlossen ist. Die Spitze dieser eigentlichen Schale (Phragmocon) steckt in einer kegelförmigen Kalkscheide (Rostrum), welche sich gewöhnlich allein erhalten hat. Die vordere Wand der letzten Kammer verlängert sich nach unten zu einem dünnen, breiten Fortsatz, dem sogenannten Proostracum.

---

1) Steinmann-Döderlein, Elemente der Paläontologie, 1890.

Bei Spirulirostra (Fig. 450 D) beginnt die Schale (Phragmocon) sich nach hinten (endogastrisch) einzukrümmen. Das Rostrum ist dreieckig, nach oben spitz.

Bei Spirula (E) geht die Krümmung in eine spiralige, endogastrische Einrollung über. Der Sipho ist dick, in seiner ganzen Ausdehnung von Septaldüten umgeben. Das Rostrum ist rudimentär. Ein Proostracum fehlt.

Wieder von Belemnites ausgehend, können wir die Modification der Schale nach einer anderen Richtung verfolgen. Der Phragmocon wird immer kleiner und kürzer im Verhältniss zu dem immer länger werdenden Proostracum (Beispiel Ostracoteuthis F). Auch die Scheide wird dünner und unansehnlicher. Schliesslich reducirt sich die Schale auf einen sehr kleinen hohlen Kegel am Ende einer langen, schmalen, hornigen Lamelle, die dem Proostracum entspricht und bei den lebenden Decapoden als Gladius oder Calamus bezeichnet wird (Loligo, Ommastrephes G, Onychoteuthis). Bei Dosidicus ist dieser Endkegel schon fast solid,

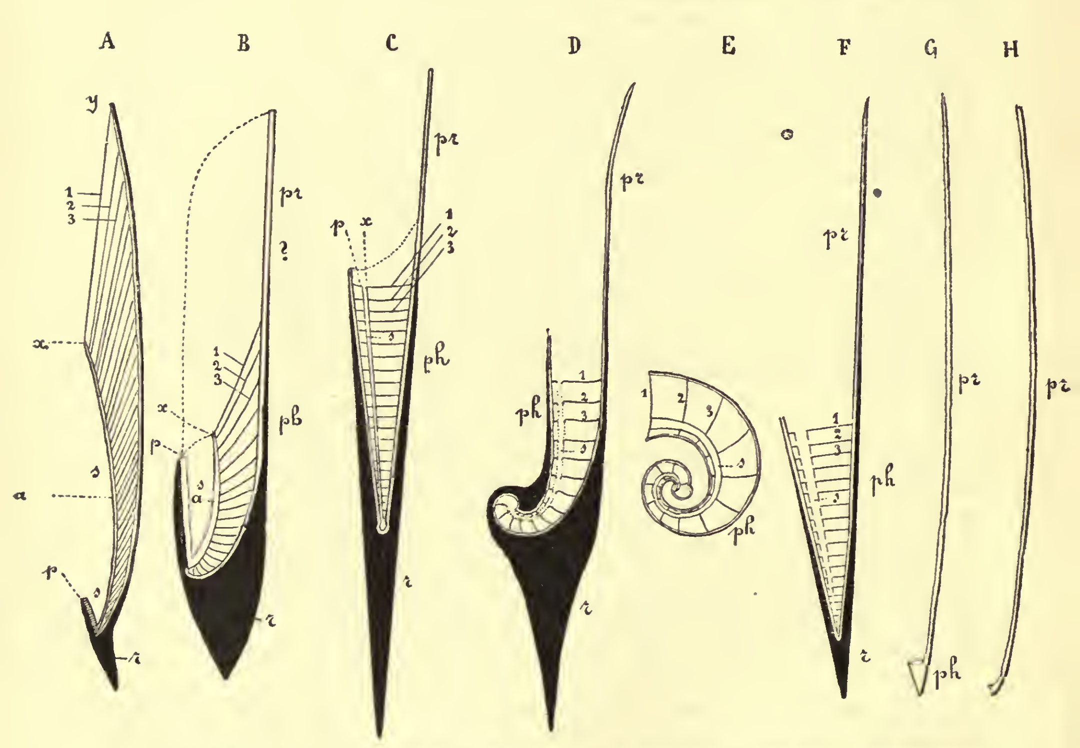


Fig. 450. *A—H* **Schematische Medianschnitte durch die Schalen von 8 lebenden oder fossilen Dibranchiaten,** von der rechten Seite. Oben in der Figur ist unten im Eingeweidesack, unten in der Figur entspricht der dorsalen Spitze des Eingeweidesackes, links und rechts in der Figur ist Hinter- und Vorderseite der Schale (vergl. die Orientirung des Cephalopodenkörpers p. 602). ***A*** **Sepia.** ***B*** **Belosepia** (fossil). ***C*** **Belemnites** (fossil). ***D*** **Spirulirostra** (fossil). ***E*** **Spirula.** ***F*** **Ostracoteuthis** (fossil). ***G*** **Ommastrephes.** ***H*** **Loligopsis.** *pr* Gekammerte Schale = Phragmocon, *ph* Proostracum, *r* Rostrum = Scheide, *s* Siphonalkanal, Siphonalraum, welcher den Sipho beherbergt, 1, 2, 3 letzte, vorletzte und drittletzte (jüngste) Scheidewand, *a* vordere Wand des Sipho, *p* hinterer, *x* vorderer Rand der ersten Septal- oder Siphonaldüte = vorderer oder hinterer Mündungsrand des Siphonalkanales.

bei Loligopsis (H) stellt er nur noch eine Verdickung am oberen Ende des Gladius dar, und bei anderen Decapoden ist er am Gladius überhaupt nicht mehr nachweisbar. Bei den Octopoden ist die Schale völlig verschwunden.

Wieder von Belemnites ausgehend, entwickelt sich die Schale nach einer dritten Richtung, nach der Richtung der Sepienschale oder -schulpe hin. Die Zwischenform ist Belosepia (B) aus dem Eocän (wenn ich die Schale richtig interpretire). Die Schale ist etwas gekrümmt, die Scheidewände dicht gedrängt und schief von oben und hinten nach unten und vorn gerichtet. Sie sind hinten von einem ausserordentlich dicken Sipho durchsetzt, der in seiner ganzen Ausdehnung von einer vorn sehr dickwandigen Düte umgeben ist. So erscheint der allseitig geschlossene Hohlraum des Sipho als ein weiter, in die gekammerte Schale an ihrer Hinterseite eingesenkter Trichter. Die Schale (Phragmocon) steckt in einem dicken, stark entwickelten Rostrum, und ihre vordere und seitliche Wand setzt sich nach unten in einen breiten und nach hinten concaven Schulp (Proostracum ?) fort.

Diese Verhältnisse erscheinen bei der lebenden Sepia auf die Spitze getrieben (Fig. 450 A, Fig. 451). Der Siphonalraum breitet sich muldenförmig über dem Eingeweidesack aus. Der vor ihm liegende Theil der Scheidewände der gekammerten Schale zieht noch viel steiler von hinten und oben nach vorn und unten, so dass bei Betrachtung der Sepienschulpe von hinten die letzte Scheidewand in ihrer ganzen Ausdehnung frei zu Tage tritt (Fig. 451, 1). Die Scheidewände sind dünne Kalklamellen, die dicht übereinander liegen und nur durch sehr niedrige gasführende Spalträume (Luftkammern) getrennt sind, welche von senkrechten Pfeilerchen durchsetzt werden. So wird diese Schulpe oder Schale sehr leicht, specifisch leichter als Wasser. Hinter dem Siphonalraum, an der hinteren, ausserordentlich verkürzten Schalenseite, liegen die kurzen Scheidewände fest aneinander, ohne sie trennende Gasräume.

Das dorsale Ende der Schale steckt in einem kleinen, spitzen Rostrum. Ihre ganze Vorderseite ist bedeckt von einer dünnen Conchyolinlamelle, die überall seitlich über ihren Rand hinausragt und selbst wieder von einer Kalkschicht, einer unteren und vorderen Ausbreitung des Rostrums, bedeckt ist.

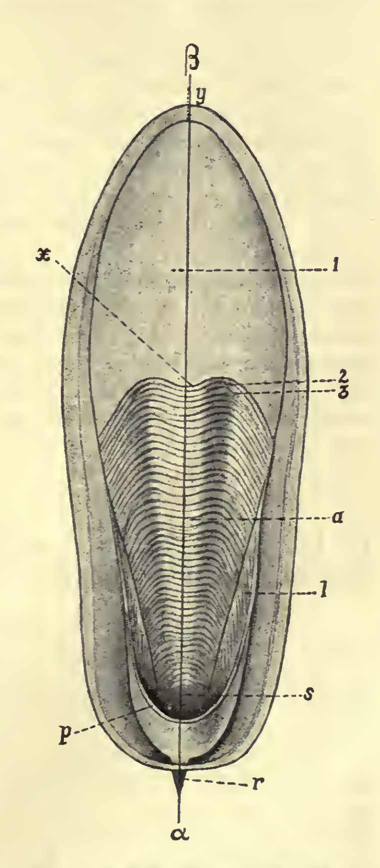


Fig. 451. **Schale einer Sepia** (aculeata), von der Hinterseite (physiol. Bauchseite). Bezeichnungen wie in Fig. 450. Man sieht die letzte Scheidewand 1 in ihrer ganzen Ausdehnung und man sieht in die fast pantoffelförmig erweiterte Siphonalhöhle hinein. *l* Lateralwand der Siphonalhöhle, α—β Richtung des Schnittes, welcher in Fig. 450 *A* schematisch abgebildet worden ist. Man vergleiche die beiden Figuren. Im Wesentlichen nach D'ORBIGNY.

Wir haben oben gesagt, dass bei den Octopoden die Schale verschwunden ist. Eine Ausnahme von dieser Regel macht das Weibchen von Argonauta, welches eine spiralig nach vorn (exogastrisch) eingerollte, leichte und dünne äussere Schale besitzt, welche nirgends mit dem Thier fest zusammenhängt und welche, wohl mehr als zum Schutze des Körpers, zur Aufnahme der Eier dient (Fig. 419, 420). Diese Schale wird festgehalten und umfasst von dem lappenartig verbreiterten vorderen Armpaar. Sie entbehrt der Perlmutterschicht, ist porzellanartig und wird, wie es scheint, wesentlich vom Integument des Eingeweidesackes und des Mantels erzeugt. Das dorsale Armpaar soll nur die sogenannte schwarze Schicht auf deren Aussenfläche ablagern.

Die herrschende Ansicht über die Argonautaschale ist die, dass sie der Schale der übrigen Cephalopoden nicht homolog, sondern eine besondere Bildung des Argonautaweibchens sei. Dem entgegen wird neuerdings die Ansicht mit Geschick vertreten, dass die Argonautaschale eine Ammonitenschale sei, welche die Scheidewände und mit ihnen die Siphonalöffnungen, ferner die Perlmuttersubstanz verloren habe. — Sollte sich diese Auffassung als richtig erweisen, so müssten die Hauptabtheilungen der Cephalopoden anders als bisher gruppirt werden. Die Eintheilung in Tetra- und Dibranchiaten müsste fallen, da wir nicht wissen, ob nicht die fossilen Ammonoidea Vierkiemer waren und wann sie aus Vierkiemern zu Zweikiemern geworden sind. Man müsste dann die Cephalopoden eintheilen in: 1) Nautiloidea mit der lebenden Gattung Nautilus, 2) Ammonoidea mit den noch lebenden Octopoden, und 3) Belemnoidea mit den noch lebenden Decapoden.

Zweiklappige, als Aptychen bezeichnete Schalenstücke, die theils in der Wohnkammer von Ammonoiden, theils für sich isolirt aufgefunden werden und deren Zugehörigkeit zum Körper bestimmter Ammonoidenarten nachgewiesen ist, hat man bald als Schutzapparate der Nidamentaldrüse, bald als Deckel zum Verschluss des Gehäuses, bald als Analoga oder Homologa der Trichterknorpel der Decapoden gedeutet, ohne dass bis jetzt eine dieser drei Ansichten zu allgemeiner Anerkennung gelangt wäre.

V. Uebersicht über die Anordnung der Organe der Mantelhöhle und der in ihr liegenden äusseren Mündungen innerer Organe.

Wir halten es für zweckmässig, dieses Kapitel in die vergleichende Anatomie der Mollusken einzuschieben. Es dient in erster Linie dazu, das Verständniss der Asymmetrie der Gasteropodenorganisation zu erleichtern und eine Vereinfachung der Darstellung in späteren Kapiteln zu erzielen.

Der Nutzen einer solchen Uebersicht leuchtet ein, wenn man erwägt, dass zahlreiche wichtige Organe in der Mantelhöhle auf einen relativ engen Raum zusammengedrängt sind, und dass mit Ausnahme der Mundöffnung des Darmkanals alle Oeffnungen der wichtigen innern Organe in der Mantelhöhle liegen. Man spricht deshalb wohl auch von einem circumanalen Organcomplex, dieser Ausdruck ist besonders für die Gasteropoden passend. Passender, weil für fast sämmtliche Mollusken gültig, erscheint mir der Ausdruck pallealer Organcomplex, worunter nicht nur die Mantelorgane selbst, sondern auch die in der

Mantelhöhle liegenden Ausmündungen innerer Organe verstanden sein sollen.

Die wichtigsten Theile des pallealen Complexes sind: das Ctenidium (Kieme), das Osphradium (SPENGEL'sches Organ, Geruchsorgan, Nebenkieme), die Hypobranchialdrüse, der After und oft auch das Rectum, die Nephridialöffnungen und oft auch die Niere; die Geschlechtsöffnungen, ferner häufig das Pericard mit dem eingeschlossenen Herzen.

Wir müssen von den Verhältnissen der ursprünglichsten aller lebenden Molluskenformen, der Chitoniden, ausgehen, welche schon p. 595 geschildert worden sind.

Der After liegt am hinteren Körperende median in der Mantelrinne, jederseits davor die Nephridialöffnung und wieder jederseits vor dieser die Genitalöffnung.

A) Prosobranchiata.

a) Diotocardia. Bei Fissurella ist der palleale Organcomplex noch vollständig symmetrisch; aber wir finden ihn, ebenso wie die Mantelfalte und die Mantelhöhle, anstatt hinten, wie dies bei Chiton der Fall war, vorn am Eingeweidesack. Wir haben uns vorzustellen, dass der gesammte Complex sich von hinten dem rechten Körperrand entlang nach vorn verschoben hat, so dass die ursprünglich linke Kieme jetzt vorn rechts, die ursprünglich rechte jetzt vorn links zu liegen kommt. Dasselbe gilt auch von den übrigen Organen des Complexes.

Um eine Verwechselung mit den übrigen Gasteropoden und den übrigen Mollusken überhaupt zu vermeiden, werde ich in diesem Kapitel die hypothetische ursprüngliche Lage eines Organes durch ein in Klammer gesetztes ur — ursprünglich rechts — oder ul — ursprünglich links — bezeichnen.

Oben in der Mantelhöhle von Fissurella, unter dem Loch in Mantel und Schale in der Mittellinie des Körpers, liegt der After, dicht rechts davon die rechte (ul), links davon die linke (ur) Nephridialöffnung und ebenso symmetrisch rechts und links die rechte (ul) und linke (ur) Kieme. Gesonderte Osphradien fehlen. Genitalöffnungen fehlen, da die Geschlechtsdrüse in das rechte Nephridium einmündet.

Haliotis. In der nach links verschobenen Mantelhöhle verläuft, an der Mantelfalte befestigt, der Enddarm ziemlich weit nach vorn, so dass der After eine beträchtliche Strecke weit vom hinteren Grunde der Höhle entfernt ist. Rechts vom Enddarm das rechte (ul), links davon das grössere linke (ur) Ctenidium, beide am Mantel befestigt, weit nach vorn ziehend. Unweit der Basis der Kiemen, im oberen und hinteren Grund der Mantelhöhle rechts und links die rechte und linke Nephridialöffnung. Zwischen dem Enddarm und der linken Kieme, ebenfalls auf dem Mantel, die langgestreckte, stark ausgebildete Hypobranchialdrüse (Schleimdrüse), die soweit nach vorn reicht, wie die Kieme. Nur ein kleiner Theil der Drüse liegt rechts zwischen Rectum und rechter Kieme, soweit das Rectum reicht. Es existiren zwei Osphradien, welche als zwei Streifen dem freien, der Mantelhöhle zugekehrten Rande der Kiemenaxe entlang laufen.

Turboniden und Trochiden. Nur die linke Haliotiskieme (ur) erhält sich, sie liegt weit links an der Decke der Mantelhöhle (Mantel).

Das Rectum geht an dieser Decke weit nach vorn. Zwei Nephridialöffnungen im Grunde der Mantelhöhle auf Papillen zu beiden Seiten des Rectums. Die Hypobranchialdrüse zeigt sich auf verschiedenen Stadien der Entwickelung, am besten ist sie bei den Turboniden ausgebildet. Ihre grösste Entfaltung nimmt sie zwischen Rectum und Kieme, also rechts von der Kieme und links vom Rectum. Doch kommt bei Turboniden auch noch ein Theil rechts vom Rectum vor. Osphradium diffus auf der Kiemenaxe.

Neritina. Nur eine Kieme (linke Haliotiskieme ur), welche ziemlich weit nach rechts herübergerückt ist. Enddarm asymmetrisch ganz rechts in der Athemhöhle, sich in der Mantelhöhle weit nach vorn erstreckend, so dass der After nahe dem rechten Rande der Mantelspalte liegt. Nur **eine** Nephridialöffnung links von der Basis der Kieme ganz oben im Grunde der Mantelhöhle. Die Innenfläche des Mantels zwischen Rectum rechts und Kieme links ist drüsig und stellt die wenig differenzirte Hypobranchialdrüse dar. Die Geschlechtsöffnung dicht neben dem Anus.

Docoglossa. Bei den Patelliden (Fig. 452, 453) ragt vom Mantelgrunde ein kurzes Stück Enddarm kegelförmig in die wenig ansehnliche Mantelhöhle vor. Dieser Analkegel liegt nicht in der Mittellinie, sondern ist merklich nach rechts verschoben. Rechts und links von ihm liegen auf kurzen, kegelförmigen Papillen die Oeffnungen der beiden Nephridien. Eine gesonderte Geschlechtsöffnung fehlt. Bei einigen Formen (Tectura, Scurria, Acmaea) finden wir links in der Mantelhöhle eine Kieme, welche am Mantel befestigt ist. Ueber die sonstigen Kiemenverhältnisse der Patelliden vergleiche weiter unten. Auf dem Boden der Kiemenhöhle treffen wir ferner rechts und links ein Osphradium, in Form eines kleinen Flecks von Sinnesepithel, das auf einem kleinen Höcker liegen kann. Ob bei Patella ein dicht an jedem Osphradium liegender Höcker, der einen von Scheidewänden durchsetzten Blutraum enthält, als rudimentäre Kieme gedeutet werden

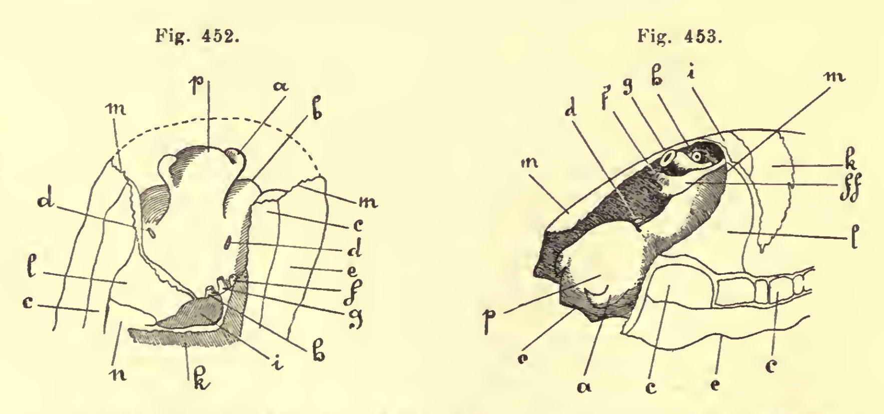


Fig. 452. **Vorderer Theil von Patella** von oben, nach Entfernung der Mantelfalte, nach RAY-LANKESTER. *a* Tentakel, *b* Fuss, *c* Fussmuskeln (Schalenmuskel), *d* Osphradien, *e* Mantelfalte, *f* Mündung des rechten Nephridiums, *g* Afterpapille und After, *h* Papille und Oeffnung des linken Nephridiums, *i* linkes Nephridium, *k* rechtes Nephridium, *l* Pericard, *n* Verdauungsdrüse (Leber), *m* Schnittrand des abgeschnittenen Mantels, *p* Schnauze.

Fig. 453. **Dasselbe Präparat** von der linken Seite. Bezeichnungen wie in der vorhergehenden Figur. *o* Mund.

kann, erscheint namentlich aus dem Grunde zweifelhaft, weil die zwei Höcker auf dem Boden der Mantelhöhle sich erheben, während z. B. bei Tectura, wo linkerseits noch eine ächte Kieme vorkommt, diese Kieme weit entfernt von dem linksseitigen Osphradium und in der gewöhnlichen Lage an der Decke der Mantelhöhle (Innenfläche des Mantels) liegt.

b) Monotocardier. In dieser formenreichen, aber der Organisation nach sehr einheitlichen Abtheilung ist die Anordnung des pallealen Organ-

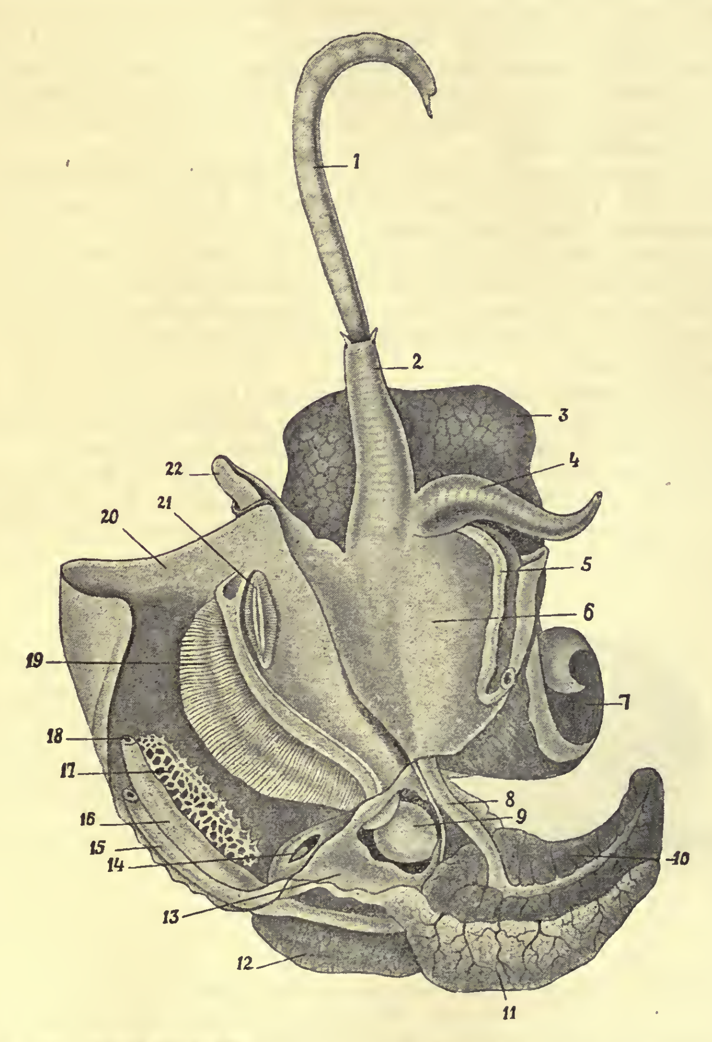


Fig. 454. **Pyrula tuba**, Männchen, aus der Schale herausgenommen, nach SOULEYET. Mantel an der Basis und rechts aufgeschnitten und auf die linke Seite gelegt. Die Pallealorgane liegen deshalb invers. 1 Rüssel, 2 Schnauze, 3 Fuss, 4 Penis, 5 Samenleiter, Fortsetzung bei 15, 6 Boden der Mantelhöhle = Nackenintegument, 7 Spindelmuskel, 8 Darm, 9 Herz im aufgeschnittenen Pericard, 10 Verdauungsdrüse (Leber), 11 Hoden, 12 und 13 Niere, 14 Nierenöffnung, 15 Samenleiter, 16 Enddarm, 17 Hypobranchialdrüse, 18 After, 19 Ctenidium (Kieme), 20 Mantel, 21 Osphradium, 22 Athemsipho.

complexes im Ganzen eine sehr einförmige. Immer ist die einzige Geschlechtsöffnung von der einzigen Nephridialöffnung getrennt. Die Lage der Organe in der geräumigen Mantelhöhle (Fig. 454) ist von rechts nach links folgende:

1) Zu äusserst rechts der Ausführungsgang der Geschlechtsproducte (Eileiter oder Samenleiter), der in der Mantelhöhle mehr oder weniger weit nach vorn verläuft.

2) Ihm links dicht anliegend, doch schon ganz an der Decke der Mantelhöhle, das Rectum.

3) Links vom Rectum ganz hinten und oben im Grunde der Mantelhöhle in der Scheidewand, welche diese von der darüber und dahinter liegenden Niere trennt, die spaltförmige Nephridialöffnung. Eine Ausnahme hiervon machen Paludina und Valvata, bei welchen diese Oeffnung an das Ende eines am Mantel nach vorn verlaufenden Harnleiters verschoben wird.

4) Es folgt auf der Decke der Mantelhöhle (innere Oberfläche des Mantels) die verschieden stark entwickelte Hypobranchialdrüse (Schleimdrüse, Purpurdrüse), dann

5) schon ganz links ebenfalls auf der Decke der Mantelhöhle das einzeilig gefiederte Ctenidium (das linke Ctenidium [ur] von Haliotis und Fissurella), an dessen Basis, am Grunde der Mantelhöhle, oft noch das Pericard mit der durchschimmernden Herzkammer und den Vorhof sichtbar wird.

6) Schliesslich zu äusserst links das Osphradium, als immer wohl ausgebildetes, scharf umschriebenes, fadenförmiges oder zweizeilig gefiedertes, der Decke der Mantelhöhle aufsitzendes Organ.

Die Topographie des pallealen Organcomplexes der Heteropoden, die sich mit Formen wie Atlanta eng an die übrigen Monotocardier anschliessen, bedarf einer neuen genauen Untersuchung. Das Osphradium liegt an der Basis der Kiemen.

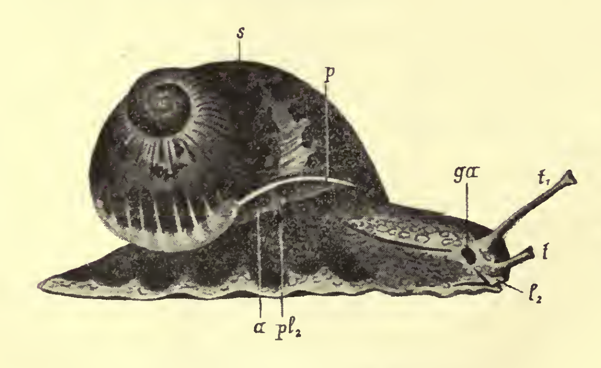


Fig. 455. Helix pomatia, ganz ausgestreckt, von der rechten Seite, nach Howes. *a* Anus, im Athemloch pl_2 zu Tage tretend, *s* Schale, *p* Mündungsrand der Schale, *ga* Geschlechtsöffnung, t_1 Augententakel, *t* vordere Tentakel, l_2 Oberlippe.

B) Pulmonata.

Bei den Pulmonaten ist die einfache oder doppelte (♀ und ♂) Geschlechtsöffnung (Fig. 455) aus dem pallealen Organcomplex ausgeschieden, sie liegt ausserhalb der Mantelhöhle seitlich rechts am Kopfe oder Nacken. Bei Onchidium liegt die männliche Oeffnung vorn unter dem rechten Tentakel, die weibliche am hinteren Körperende in der Nähe des Afters.

Die Anordnung der übrigen Theile des pallealen Organcomplexes ist typisch, d. h. abgesehen von aberranten Formen wie Daudebardia, Testacella, Onchidium, folgende:

(Wir erinnern uns dabei, dass die Mantel- oder Lungenhöhle nur durch das rechts liegende Athemloch mit der Aussenwelt communicirt.)

1) Ganz rechts in der Lungenhöhle liegt das Rectum, welches mit dem After in das Athemloch ausmündet.

2) Im hinteren Grunde der Höhle, an der Decke derselben liegt das Nephridium (Niere).

3) Links neben der Niere, ebenfalls am hinteren und oberen Grunde und an der Decke der Lungenhöhle liegt der Herzbeutel, mit der Herzkammer und der Vorkammer in seinem Innern. Die Vorkammer liegt vor der Herzkammer. Aus der Kammer entspringt nach oben und hinten der Aortenstamm, aus der Vorkammer die an der Decke der Lungenhöhle nach vorn verlaufende Lungenvene.

4) An der ganzen, von den bisher citirten Organen frei gelassenen Decke der Lungenhöhle (innere Oberfläche des Mantels), also vor der Niere und vor dem Pericard breitet sich das respiratorische Gefässnetz aus.

5) Ein Osphradium ist bis jetzt nur bei den Basommatophoren (Planorbis, Physa, Limnaeus) in der Nähe des Athemloches und unter den Stylommatophoren bei Testacella im hintersten Winkel und am Boden der Lungenhöhle beobachtet worden.

Der Boden der Lungenhöhle (Rückenintegument des Nackens) ist glatt, ohne Organe.

Eine besondere Besprechung verdient das verschiedene Verhalten des Nierenausführungsganges (Fig. 456).

1) Es öffnet sich die Vorderseite des Nierensackes auf einer einfachen Papille in die Mantelhöhle (Bulimus oblongus, Planorbisarten) (Fig. 456 A).

2) Die Papille verlängert sich in einen gerade nach vorn verlaufenden Ureter (primärer Ureter). Die meisten Basommatophoren. Arten von Bulimus, Cionella, Pupa, Helix (B).

3) Der Ureter verläuft neben der Niere zurück und öffnet sich im Grunde der Lungenhöhle. Testacella, Helixformen (C).

4) Zu dem primären Harnleiter gesellt sich ein secundärer, der sich von der Wand der Lungenhöhle abschnürt und zunächst eine bald offene, bald mehr oder weniger geschlossene Rinne bildet, in welcher die Excrete aus dem Grund der Lungenhöhle zum Athemloch befördert werden. Arten von Bulimus und Helix (D).

5) Der geschlossene Ureter mündet allein oder mit dem After zu-

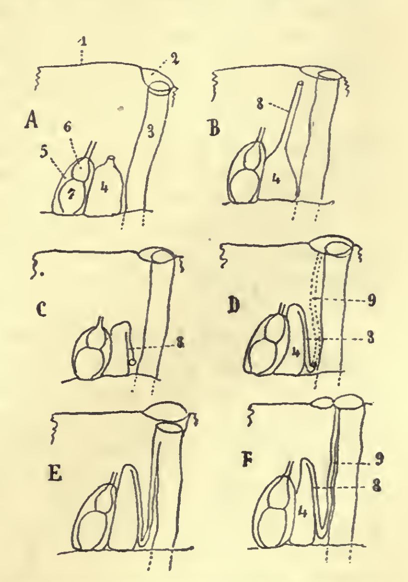


Fig. 456. 6 Schemata zur Demonstration der verschiedenen Ausmündung der Niere bei Pulmonata. Die Mantelorgane so gezeichnet, als ob sie durch den von oben betrachteten Mantel hindurch sichtbar wären. 1 Freier Mantelrand, 2 Athemloch, 3 Rectum, 4 Niere, 5 Pericard, 6 Vorhof, 7 Herzkammer, 8 primärer Harnleiter, 9 secundärer Harnleiter, in *D* eine Furche. Weitere Erläuterung im Text.

sammen in die Lungenhöhle. Arten von Bulimus, Helix, Daudebardia, Vitrina, Hyalina, Zonites, Arion etc. (E).

6) Das Ende des secundären Ureters und das Ende des Rectums bilden zusammen eine Kloake, welche gesondert von der Lungenhöhle am Athemloch ausmündet. Limax, Amalia, Spec. von Daudebardia (F).

Der primäre Ureter ist, wo er an der Niere zurückläuft, äusserlich nicht von der Nierensubstanz zu unterscheiden, so dass es oft den Anschein hat, als ob der Harnleiter vom hinteren Ende der Niere entspringe.

Ganz besonders grosses Interesse beanspruchen die Lageveränderungen, welche die Organe des Mantelcomplexes in der Reihe der räuberischen Pulmonaten erleiden. Diese Reihe, deren Anfangspunkt wahrscheinlich in der Nähe der Hyalinen unter den Stylommatophoren zu suchen ist, geht durch die Daudebardien zu der merkwürdigen Gattung Testacella. In dieser Reihe finden wir eine fortschreitende Verkleinerung des Eingeweidesackes, eine Verlagerung desselbeu an das hinterste Leibesende, Vereinfachung und Verkleinerung der Schale, Zurückverlagerung der Leber und Geschlechtsorgane aus dem Eingeweidesack in den Nackentheil der Leibeshöhle, der sich streckt und nun gewissermaassen auf die ganze Länge der Rückenseite des Fusses zu liegen kommt. Bei Testacella und gewissen Daudebardien schliesslich ist der Eingeweidesack verschwunden, und an seiner Stelle liegt nur noch die von der Schale bedeckte Lungenhöhle, die sich bis in die Spitze der Schale hinauferstreckt. Der Boden dieser Höhle und mit ihm die ganze Lungenhöhle mit Mantel und Schale sinkt in den Körper ein, so dass Testacella, welche ihre Beute, die Regenwürmer, bis in deren Röhren in die Erde verfolgt, in ihrer schlanken Gestalt vorzüglich dieser Lebensweise angepasst ist und auch nicht mehr durch die ziemlich flache Schale am Hinterende des Körpers, welche nicht über die umgebende Oberfläche des Körpers hervorragt, in ihren Bewegungen gehindert ist.

Mit diesen Veränderungen aber, hauptsächlich mit der Verlagerung des Eingeweidesackes an das Hinterende des Körpers, gehen wichtige Umlagerungen im pallealen Organcomplex Hand in Hand, die schliesslich zur Opisthopneumonie führen.

Es muss betont werden, dass der Mantel überall mit dem darunter liegenden Rückenintegument verwachsen ist, bis auf das rechts gelegene Athemloch, das mit Bezug auf die Lungenhöhle immer weiter nach hinten rückt, bis es schliesslich bei Testacella fast terminal liegt.

Den ersten wichtigen Schritt in der Verlagerung des pallealen Organcomplexes sehen wir bei Daudebardia rufa verwirklicht. Das Pericard liegt nämlich hier, anstatt weit hinten im Grunde der Lungenhöhle, weit vorn an ihrer Decke, so dass weitaus der grösste Theil des vascularisirten Lungengewebes an der Decke hinter dem Pericard liegt (Fig. 457 A). Daudebardia rufa ist also in Wirklichkeit schon opisthopneumon. Aber diese Opisthopneumonie hat die gegenseitige Lage von Herzkammer und Vorkammer noch nicht beeinflusst. Die Vorkammer ist nach wie vor vor der Herzkammer gelegen, so dass die Lungenvene von der Vorkammer aus nach hinten, die Aorta aber, die fast ausschliesslich zu der den weitaus grössten, vor dem Eingeweidesack liegenden vorderen Körpertheil versorgenden vorderen oder Kopfarterie wird, von der Herzkammer nach vorn zu verlaufen genöthigt ist.

Bei einer anderen Daudebardia, D. saulcyi, finden sich ähnliche Verhältnisse, nur bilden Niere und Herzbeutel zusammen eine Art Sack, welcher von der Decke der Lungenhöhle in diese herunterhängt. In diesem Sacke liegt der Harnleiter dorsalwärts, das Pericard ventralwärts von der Niere. Der Boden der Höhle senkt sich rechts und links tief in die darunter liegende Körperpartie ein.

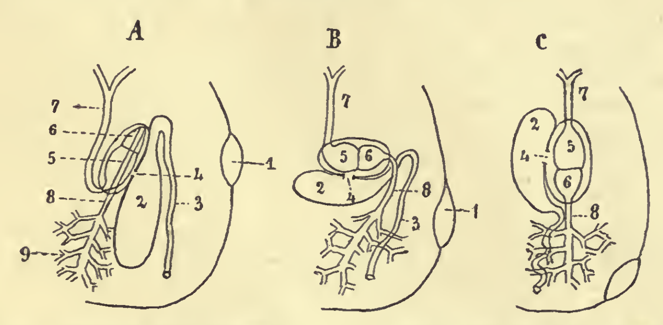


Fig. 457. Schemata zur Demonstration der Lagerungsverhältnisse der Mantelorgane bei Daudebardia und Testacella (unter Benutzung von Figuren von PLATE). Mantelorgane gezeichnet wie bei Fig 456. ***A* Daudebardia rufa.** ***B*** Hypothetisches Stadium, Pallealcomplex von ***A*** um 90° gedreht. ***C* Testacella.** 1 Athemloch, 2 Niere, 3 Harnleiter, 4 Renopericardialöffnung (Nierentrichter), 5 Herzkammer, 6 Vorhof, 7 Aorta, 8 Lungenvene, 9 Lungengefässnetz.

Man hat sich nun vorzustellen, dass an der vorn gelegenen Vorkammer die nach hinten verlaufende Lungenvene, an der hinter der Vorkammer liegenden Kammer die nach vorn verlaufende Aorta einen Zug ausüben, so dass diese Theile, welche in der geraden Flucht von Aorta und Vene eine Knickung hervorrufen, in eine Flucht mit diesen Gefässen zu liegen kommen. Dann kommt die Kammer vor die Vorkammer zu liegen. Die Kiemenvene mündet dann hinten in die Vorkammer ein, diese in die vor ihr liegende Kammer, und letztere giebt vorn die nach vorn ziehende Aorta ab. Mit einem Wort, das Pericard (mit Herzkammer und Vorkammer) hat sich um 180° gedreht. Dieser Drehung ist auch die mit dem Pericard durch die Renopericardialöffnung zusammenhängende Niere gefolgt, so dass sie jetzt nicht mehr an der rechten, sondern an der linken Seite des Pericards liegt, während die Mündung des Harnleiters an der alten Stelle verblieb. Der ganze Reno-Pericardialcomplex hat gegenüber der typischen Lage desselben bei den Pulmonaten eine vollständig inverse Stellung erlangt, wie sie für Testacella charakteristisch ist. Von Testacella ist ferner noch zu bemerken, dass der Boden der Lungenhöhle sich vorn in Form eines grossen Luftsackes in den darunter liegenden Körper einstülpt. Die Wandungen dieses Luftsackes sind nicht vascularisirt, und es dient derselbe wahrscheinlich nur als Luftreservoir. Bei vielen Testacellen hängt der Reno-Pericardialcomplex in Form eines Sackes von der Decke der Lungenhöhle in den Luftsack herunter.

Noch viel abweichender als bei Testacella ist das Verhalten der zum ursprünglichen pallealen Complex gehörenden Organe bei den Vaginuliden und Onchidien. Eine Schale fehlt im erwachsenen Zustande,

und auch der Mantel und mit ihm die Mantel- oder Lungenhöhle scheint vollständig verschwunden zu sein. Der Herzbeutel liegt rechts hinten in der Tiefe des Integumentes, die Herzkammer wie bei Testacella vor der Vorkammer. Die Athmung findet vorwiegend durch die Haut — bei den amphibischen Onchidien mit Hülfe der Rückenpapillen — statt. Bei Vaginulus verbindet sich der Harnleiter mit dem Enddarm zu einer röhrenförmig, an der Vereinigungsstelle etwas erweiterten Kloake, die ganz am Hinterende des Körpers nach aussen mündet. Aehnlich verhalten sich die meisten Onchidien, während bei Onchidium celticum Harnleiter und Enddarm getrennt, aber dicht neben einander am hinteren Körperende nach aussen münden. Dicht neben diesen Oeffnungen liegt übrigens überall auch die weibliche Geschlechtsöffnung, während die männliche weit vorn am Körper rechts unter den Tentakeln sich befindet.

Die oben erwähnte, mit Luft erfüllte Kloake hat zu interessanten Discussionen Veranlassung gegeben. Die Wand zeigt gegen das Lumen zu vorspringende, dicht gedrängte Falten, die sich übrigens auch auf den hinteren Theil des Harnleiters fortsetzen können. Man hat deshalb die Kloake auch für eine rudimentäre Lungenhöhle gehalten, in welche Harnleiter und Enddarm einmünden. Wir halten vor der Hand den betreffenden Abschnitt für eine durch Vereinigung der Endabschnitte des secundären Harnleiters und des Enddarmes entstandene Kloake, wie sie auch bei anderen Pulmonaten vorkommt, die aber, bei vollständigem Schwunde der Lungenhöhle, nicht mehr durch das Athemloch, sondern direct nach aussen mündet.

Nach einer dritten Ansicht wären die Verhältnisse von Onchidium und Vaginulus ursprüngliche. Die Lungenhöhle trete hier zuerst als eine unbedeutende Erweiterung des Endabschnittes des primären Harnleiters auf.

An dieses Verhalten würde sich dann anschliessen das oben sub 1 bezeichnete Verhalten von Bulimus oblongus, wo die Niere direct auf einer Papille in den hinteren Grund der Lungenhöhle einmündet, die dann als der stark erweiterte primäre Harnleiter aufzufassen wäre. Dann kämen in diesem primären Harnleiter (Lungenhöhle) die successiven Stadien der Ausbildung des secundären Harnleiters, zuerst offene Rinne, dann theilweise geschlossene Rinne, dann geschlossenes Rohr, so dass zuletzt, wie z. B. bei Helix pomatia, der primäre Harnleiter vollständig in zwei Abtheilungen getheilt wäre, nämlich in die stark erweiterte Lungenhöhle und in den secundären Harnleiter. Für die Limnaeen aber z. B. würde zugegeben, dass ihre Lungenhöhle der Mantelhöhle der übrigen Gasteropoden entspricht. Consequenter Weise würden die Pulmonaten in zwei Gruppen zerfallen, in die Nephropneusten (Stylommatophoren), Lungenhöhle = erweiterter primärer Harnleiter, und die Branchiopneusten (Basommatophoren p. parte), Lungenhöhle = Mantelhöhle der übrigen Gasteropoden.

Wir halten diese Ansicht für unrichtig, angesichts der einheitlichen Gesammtorganisation aller Pulmonaten und angesichts hauptsächlich der Thatsache des Vorkommens eines Osphradiums in der Lungenhöhle eines Stylommatophoren (Nephropneusten), der Gattung Testacella nämlich. Denn das Osphradium ist immer ein Organ der Mantelhöhle, ursprünglich an das Ctenidium gebunden und nie und nimmer ein im Harnleiter liegendes Organ.

C) Opisthobranchiata.

Hier kann man nur bei den Tectibranchiata von einem pallealen Organcomplex sprechen, da nur bei diesen eine deutliche, rechts gelegene Mantelfalte entwickelt ist. Die Lage der Organe in der Mantelhöhle (Fig. 458) ist im Allgemeinen folgende:

1) Zu hinterst, oft kaum oder nicht vom Mantel bedeckt, bisweilen auf der Spitze eines Kegels, der After, in dessen Nähe mitunter eine Analdrüse.

2) Davor, zwischen diesem und dem Ctenidium, die Nephridialöffnung, auf diese kann folgen

3) eine Hypobranchialdrüse, ferner

4) das Ctenidium und an dessen Basis oder auf dessen Axe

5) das Osphradium.

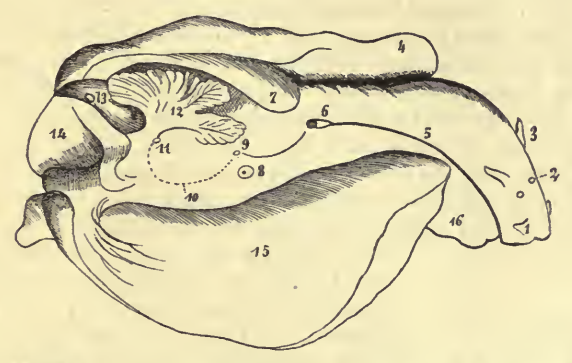


Fig. 458. **Aplysia** von der rechten Seite, das rechte Parapodium (15) nach unten umgeschlagen; man sieht den **Pallealcomplex** unter der Mantelfalte 7, nach LANKESTER. 1 Vordere Tentakel, 2 Augen, 3 hintere Tentakel (Rhinophoren), 4 linkes Parapodium, 5 Samenfurche, 6 Geschlechtsöffnung, 7 Mantelfalte, 8 Drüse, 9 Osphradium, 10 Contour der durchschimmernden Niere, 11 Nephridialöffnung, 12 Ctenidium, 13 After, 14 Eingeweidesack, 15 rechtes Parapodium, 16 vorderer Theil des Fusses.

Würden wir diesen Complex dem Körperrand entlang nach vorn schieben, so würde dasselbe Lagerungsverhältniss entstehen, wie bei den Monotocardia unter den Prosobranchiern. Diese Uebereinstimmung wird wenigstens scheinbar gestört durch die Lage

6) der Geschlechtsöffnung, welche bei den Opisthobranchiern am weitesten vorn liegt.

Bei den übrigen Opisthobranchiata löst sich mit dem Schwunde der Mantelhöhle und des ächten Ctenidiums der palleale Organcomplex auf. (Aehnliche Verhältnisse wie bei den Tectibranchiaten finden sich, abgesehen von der Kieme, nur noch bei den Phyllidiidae.) Die einfache oder doppelte Geschlechtsöffnung liegt immer asymmetrisch auf der rechten Seite und immer vor dem After, der bald asymmetrisch auf der rechten Seite, bald in der Mittellinie des Rückens zwischen der Mitte und dem Hinterende des Körpers sich befindet. Die Nierenöffnung findet sich zwischen After und Geschlechtsöffnung, der letzteren bisweilen dicht angelagert.

Bei den Pteropoda gymnosomata (Fig. 459), fehlen Schale und Mantel. Wo ein Ctenidium sich erhalten hat, wie bei Dexiobranchaea und Pneumoderma, liegt dasselbe ziemlich weit hinten auf der rechten Körper-

seite, weit hinter dem After. Es hat sich das Ctenidium mit dem Schwunde des Mantels offenbar von der ursprünglichen Stelle zwischen After und Geschlechtsöffnung nach hinten verlagert, während das Osphradium, welches sonst in unmittelbarer Nähe des Ctenidiums liegt, da, wo man es beobachtet hat, die ursprüngliche Lage beibehalten hat.

Der After liegt vorn hinter der rechten Flosse; die Nephridialöffnung in seiner unmittelbaren Nähe, getrennt von ihm oder vereinigt mit ihm, im Grund einer gemeinsamen Vertiefung (Kloake). Unmittelbar vor dieser liegt das Osphradium. Dann folgt in einiger Entfernung weiter vorn am Nacken, auf der rechten Seite hinter der Basis der rechten Flosse, die Geschlechtsöffnung, von welcher aus, wie bei vielen Tectibranchien, eine Flimmerfurche an der Oberfläche des Körpers nach vorn zu der vor dem Fusse auf der rechten Seite gelegenen Oeffnung des Penis verläuft.

Alle Thecosomata besitzen einen Mantel und eine Mantelhöhle und häufig auch eine Schale, die bei den Cymbuliidae durch eine knorpelige Pseudoconcha, eine subcutane Bildung des Mantels, ersetzt wird.

Unter den Thecosomata weisen die Limaciniden die ursprünglichen Verhältnisse auf: dorsale oder vorderständige Mantelhöhle, gewundene Schale, Operculum. Freilich fehlt das Ctenidium. Links im Grunde der Mantelhöhle liegt das Pericard, dicht vor diesem die Niere mit der engen Oeffnung in die Mantelhöhle, dann folgt das Osphradium (wo es beobachtet ist) und schliesslich ganz an der rechten Seite der Mantelhöhle der After mit der Afterdrüse. An der Decke der Mantelhöhle findet sich eine Manteldrüse (Hypobranchialdrüse, SCHILD). Die Geschlechtsöffnung liegt vorn rechts an der Kopfregion; von ihr aus setzt sich eine Wimpergrube dorsalwärts zu der vorn zwischen den Flossen gelegenen Oeffnung des Penis fort.

Gegenüber den Limaciniden, d. h. den Thecosomata mit gewundener Schale, zeigen die Thecosomata mit gerader Schale, die Cavoliniidae und Cymbuliidae eine sehr abweichende Anordnung des pallealen Organcomplexes, die erklärt wird, wenn man annimmt, dass der grössere hintere Körpertheil (der Eingeweidesack) der Limaciniden mit dem ganzen ihm angehörigen pallealen Complex sich gegenüber der Kopfregion und der ihr angehörenden Genital-

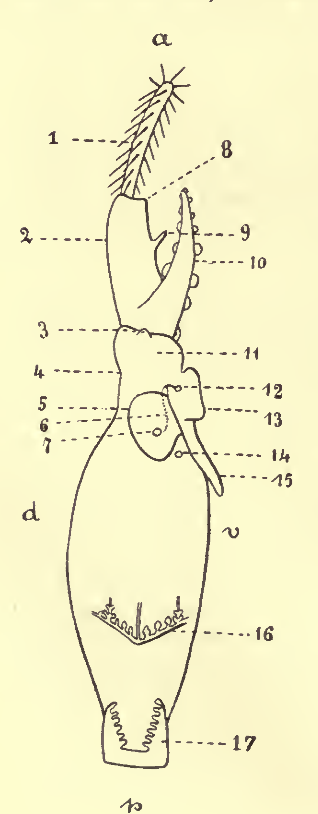


Fig. 459. **Pneumoderma**, schematisch, von der rechten Seite, nach PELSENEER. 1 Rechter ausgestülpter Hakensack, 2 Rüssel, 3 rechter Buccaltentakel, 4 Lage des rechten Nackententakels, 5 rechte Flosse (Parapodium), 6 Samenfurche, 7 Geschlechtsöffnung, 8 Lage des Kiefers, 9 ventrale Rüsselpapille, 10 rechter saugnapftragender Buccalanhang, 11 Kopf, 12 Penisöffnung, 13 rechter vorderer Fusslappen, 14 Anus, 15 hinterer Fusslappen, 16 Ctenidium, 17 hintere adaptive Kieme, *d*, *v*, *a*, *p* dorsal, ventral, vorn, hinten.

öffnung um 180° (um die Längsaxe des Körpers) gedreht habe. Es ergeben sich dann die thatsächlichen Lagerungsverhältnisse bei den Cavoliniiden und Cymbuliiden: hintere (ventrale) Mantelhöhle; in ihr der After links, Pericard, Niere und Osphradium rechts; Genitalöffnung in der ursprünglichen Lage rechts. Grund und Bedeutung dieser Drehung sind zur Zeit noch nicht erkannt.

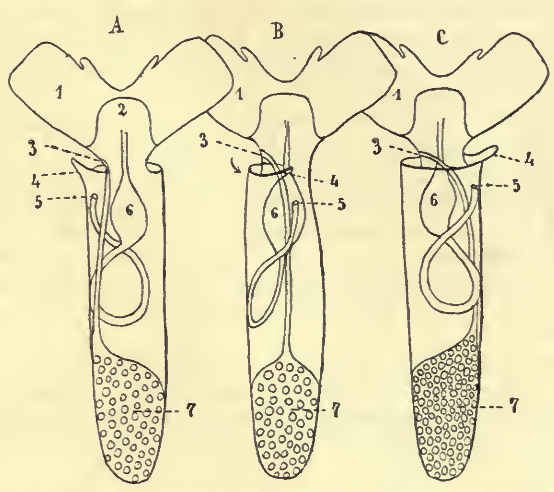


Fig. 459 a. *A*, *B*, *C* **3 Schemata zur Demonstration des Verhältnisses der Limacinidae zu den Cavoliniidae**, nach Boas. *A* **Limacinidae.** *B* Hypothetisches Zwischenstadium zwischen Limaciniden und Cavoliniiden. Der Eingeweidesack um 90° gedreht. *C* **Cavoliniidae.** Alle 3 von der Ventralseite, resp. Hinterseite. Bei *A* ist der Eingeweidesack gerade, nicht gewunden gezeichnet, während er in Wirklichkeit gewunden ist. 1 Rechte Flosse (Parapodium), 2 Fuss, nach vorn umgeklappt, 3 Geschlechtsöffnung, 4 tentakelartiger Anhang des Mantelrandes, 5 After, 6 Kaumagen, 7 Gonade.

D) Scaphopoda.

In der hinterständigen Mantelhöhle fehlt die Kieme. Der After liegt median über dem Fusse, zu seinen beiden Seiten die Nephridialöffnungen. Gesonderte Geschlechtsöffnungen fehlen.

E) Lamellibranchiata.

Die allgemeine Anordnung der Körpertheile in der Mantelhöhle der Lamellibranchiaten ist schon früher geschildert worden. Es sei hier nochmals auf die strenge Symmetrie des Muschelkörpers hingewiesen. Alle ursprünglich paarigen Organe bleiben hier paarig und symmetrisch.

Bezüglich der Lage der zwei Nephridialöffnungen ist Folgendes zu bemerken. Sie liegen seitlich am Rumpfe über der Basis des Fusses oder weiter hinten, dem hinteren Schliessmuskel genähert, ferner gewöhnlich unter der Ansatzstelle der Kiemenaxe zwischen dieser und der Verwachsungslinie der (inneren) aufsteigenden Lamelle des inneren Kiemenblattes mit dem Fusse, da nämlich, wo überhaupt eine solche Verwachsung stattfindet. Bei den Septibranchiern hingegen münden die Oeffnungen in die obere Mantelkammer.

Aeussere Genitalöffnungen können fehlen, und dann werden die Geschlechtsproducte durch die Nephridialöffnungen entleert (primitives

Verhalten). Wo sie vorhanden sind, finden sie sich bei den getrenntgeschlechtlichen Muscheln immer in der Zweizahl, sie liegen dann jederseits dicht vor den Nephridialöffnungen, bisweilen im Grunde einer gemeinsamen Grube oder Furche; seltener weiter von ihnen entfernt. Besondere Begattungsapparate fehlen.

Bei den hermaphroditischen Muscheln können folgende Fälle eintreten:

1) Beiderlei Geschlechtsproducte werden jederseits durch eine einzige gemeinsame Oeffnung entleert (Ostrea, Pecten, Cyclas, Pisidium etc.).

2) Es existiren jederseits zwei getrennte Oeffnungen, eine männliche und eine weibliche (Anatinacea).

3) Samenleiter und Eileiter verbinden sich vor ihrer Ausmündung zu einem kurzen, gemeinsamen Endstück (Septibranchia).

Das Osphradium der Muscheln ist paarig und liegt immer in der Nähe des hinteren Schliessmuskels über dem Visceralganglion der betreffenden Seite, an der Insertionsstelle der Kiemenaxe am Rumpfe.

Paarige Sinnesorgane liegen bei vielen Muscheln zu beiden Seiten des Afters (abdominale Sinnesorgane) oder rechts und links am Mantel an der inneren Oeffnung der Siphonen (palleale Sinnesorgane) der Siphoniaten.

Hypobranchialdrüsen sind bei den Protobranchien (Nuculiden und Solenomyidae) beobachtet worden. Sie liegen als ansehnlich entwickelte, dem Mantel angehörige Drüsen im hinteren Körpertheile jederseits über der Kiemenbasis, rechts und links vom Pericard vor dem hinteren Schalenmuskel.

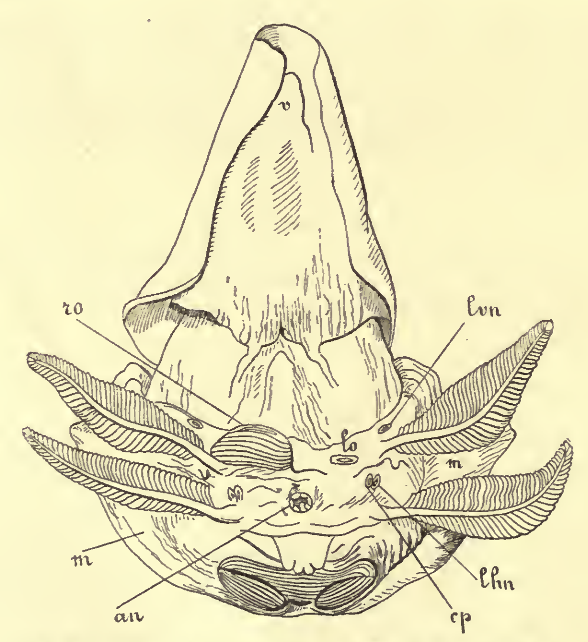


Fig. 460. **Pallealcomplex und Trichter von Nautilus pompilius ♀, nach Bourne und Lankester.** *v* Klappe des Trichters, *ro* rechte Geschlechtsöffnung, *m* die zurückgeklappte Mantelfalte mit der Nidamentaldrüse, *an* After, *cp* linke Oeffnung der secundären Leibeshöhle, *lhn* linke obere Nephridialöffnung, *lo* Oeffnung des linken rudimentären Eileiters, *lvn* linke untere Nephridialöffnung. Die 4 Ctenidien sind nicht bezeichnet.

Unter den Mantelorganen der Muscheln sind noch zu erwähnen die Mundlappen oder Mundsegel; es sind jederseits neben dem Munde, zwischen diesem und dem Vorderende der Kiemenbasis, zwei blattförmige Anhänge, die noch besonders besprochen werden sollen.

F) Cephalopoda.

Bei den Cephalopoden hat sich die ursprüngliche Symmetrie des pallealen Organcomplexes im Allgemeinen erhalten.

Schneiden wir den Mantel von Nautilus (Fig. 460, 461), der die hinten am Eingeweidesack liegende Mantelhöhle bedeckt, auf und legen wir ihn allseitig zurück, so sehen wir in der geöffneten Mantelhöhle folgenden Complex:

1) Jederseits 2 Kiemen, ein oberes und ein unteres Paar.

2) In der Mitte, zwischen der Basis der 4 Kiemen, auf dem Eingeweidesack, der After.

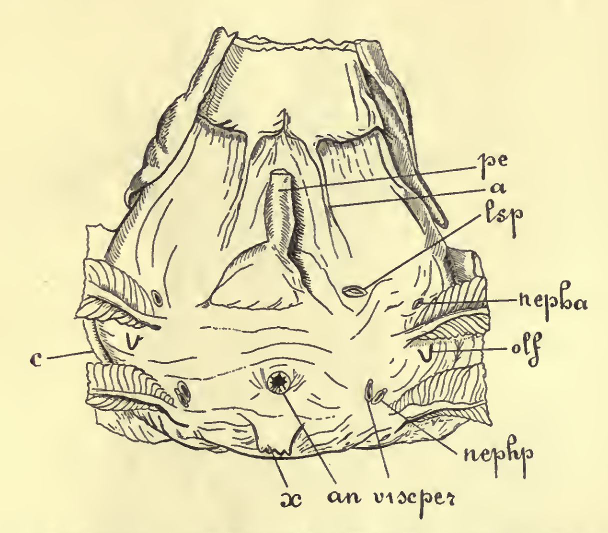


Fig. 461. **Pallealcomplex von Nautilus pompilius ♂, nach Bourne und Lankester.** *pe* Penis, *a* Muskelband des Trichters, *lsp* Oeffnung des linken rudimentären Samenleiters, *nepha*, *nephp* untere und obere Nephridialöffnung der linken Seite, *olf* linkes Osphradium, *viscper* linke Oeffnung der secundären Leibeshöhle, *an* After, *x* supraanale Papille von unbekannter Bedeutung, *c* Mantel, abgeschnitten.

3) Jederseits vor der Basis einer jeden Kieme eine Nephridialöffnung, also im Ganzen 4.

4) Dicht neben den zwei oberen Nephridialöffnungen liegen die zwei sogenannten Viscero-Pericardialöffnungen.

5) Zwischen der Basis der unteren Kiemen in jedem Geschlecht zwei Genitalöffnungen, von denen aber nur die der rechten Seite functionirt. Beim Männchen setzt sich die Oeffnung in einen röhrenförmigen Penis fort.

6) Ueber der Basis der unteren Kieme jederseits auf einer Papille ein Osphradium.

7) Ueber dem After eine mediane, grössere Papille unbekannter Bedeutung.

8) Im Mantel dorsalwärts die Nidamentaldrüse.

Vergleichen wir damit den pallealen Complex eines dibranchiaten Cephalopoden, etwa von Sepia (Fig. 462), so zeigen sich folgende Verhältnisse:

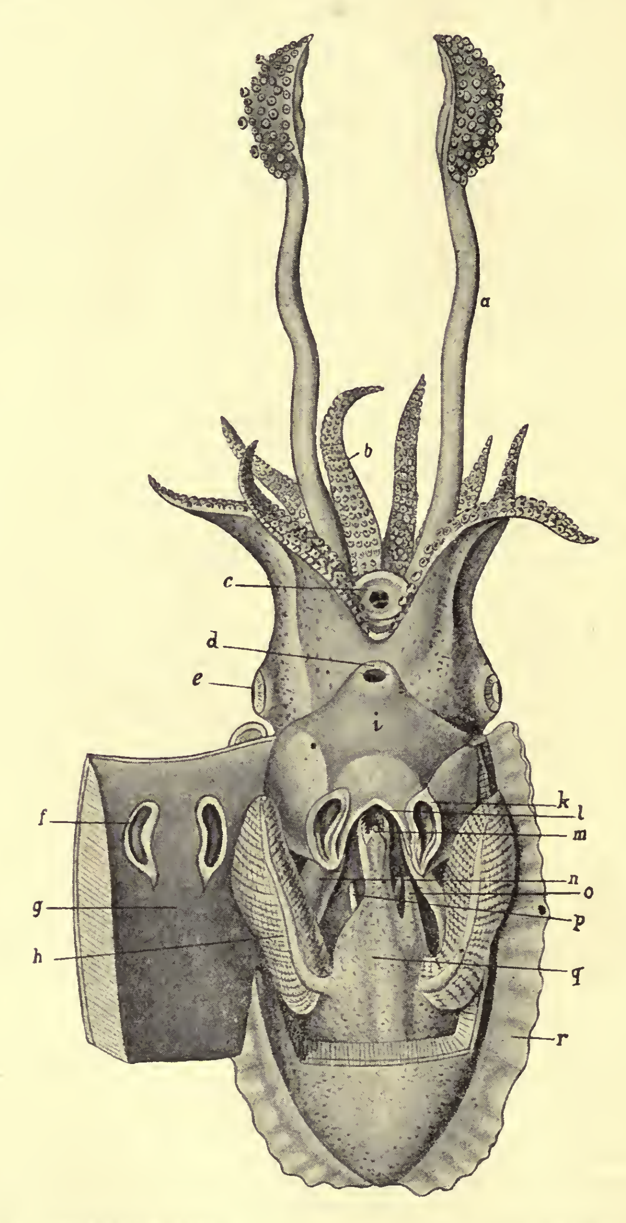


Fig. 462. **Sepia Savignyana,** von hinten, nach SAVIGNY. Der Mantel zum grössten Theil aufgeschnitten und auf die rechte Seite (links in der Figur) zurückgeklappt. *a* Fangtentakel, *b* Mundarme, *c* Mund mit Kiefern, *d* untere Trichteröffnung, *e* Auge, *f* Mantelschliessknorpel am Mantel *g*, *h* rechtes Ctenidium, *i* Trichter, *k* Mantelschliessknorpel am Eingeweidesack, *l* obere Trichteröffnung, *m* After, *n* Depressor infundibuli, *o* Penis, *p* rechte Nephridialöffnung, *q* hinteres Integument des Eingeweidesackes, *r* Flosse.

1) Jederseits eine Kieme.

2) In der Medianlinie auf dem Eingeweidesack steigt mit dem Rectum der Ausführungsgang des Tintenbeutels herunter, um mit gemeinsamer Oeffnung auf der Spitze einer Papille an der Basis des Trichters auszumünden.

3) Jederseits neben dem Enddarm, über dem After, auf der Spitze einer Papille, die Nephridialöffnung.

4) Von den zwei paarigen Genitalöffnungen hat sich bei Sepia und vielen anderen Cephalopoden nur die linke erhalten, welche links neben der linken Nephridialöffnung auf der Spitze einer grossen Papille (Penis) liegt. Bei dem Weibchen der Octopoden sind die Geschlechtsöffnungen paarig und symmetrisch und liegen rechts und links vom Enddarm.

5) Die zwei Nidamentaldrüsen (bei Decapoden) liegen im Eingeweidesack symmetrisch zur Mittellinie, sie münden oberhalb der Nephridialöffnungen in die Mantelhöhle.

VI. Die Respirationsorgane.

A) Die ächten Kiemen oder Ctenidien.

Das wichtigste Organ der Mantelhöhle der Mollusken ist die Kieme, denn zum Schutze der Kieme hat sich der Mantel und mit ihm die Mantelhöhle gebildet. Die in der Mantelhöhle gelegene Kieme ist durch alle Abtheilungen hindurch ein homologes Organ, das von der Kieme einer gemeinsamen Stammform abgeleitet werden kann. Da diese Kieme gewissen Mollusken (z. B. vielen Opisthobranchiern) fehlt, dagegen functionell durch neu auftretende Organe ersetzt wird, die aber morphologisch nichts mit ihr zu thun haben, so war es zweckmässig, die ursprünglich allen Mollusken zukommende Kieme mit einem besonderen Namen, dem des Ctenidiums zu bezeichnen. Diesem Namen entspricht also ein ganz bestimmter morphologischer Begriff.

Die Ctenidien der Mollusken sind ursprünglich paarige, symmetrisch angeordnete, zweizeilig gefiederte (federförmige), bewimperte Fortsätze der Leibeswand, welche vom Rumpfe in die Mantelhöhle vorragen. In die Kiemen führen zuführende Gefässe (Kiemenarterien) venöses Blut und aus ihnen leiten abführende Gefässe (Kiemenvenen) das bei der Athmung arteriell gewordene Blut wieder in den Körper, zunächst zum Herzen. An der Basis eines jeden Ctenidiums oder in der Nähe derselben liegt immer ein als Geruchsorgan gedeutetes Sinnesorgan, das sogenannte Osphradium (Spengel's Organ).

Paarig, symmetrisch angeordnet, zweizeilig gefiedert treffen wir die Ctenidien zunächst bei derjenigen Gruppe, welche von allen bekannten Mollusken wohl zweifellos am meisten ursprüngliche Charaktere beibehalten hat, nämlich bei den Chitoniden unter den Amphineuren, und ferner bei allen übrigen Mollusken, welche die ursprüngliche bilaterale Symmetrie des Körpers beibehalten haben, den Lamellibranchiern, Cephalopoden und — was von grosser Wichtigkeit ist — auch bei den ursprünglichen Gasteropodenformen, den Zeugobranchiern. Nur ist hier, worauf später ausführlich zurückzukommen

sein wird, die linke Kieme die ursprünglich rechte und die rechte die ursprünglich linke.

Was die Zahl der ursprünglich vorhandenen Ctenidien anbetrifft, so kann man der Ansicht huldigen, dass ursprünglich jederseits mehrere vorhanden gewesen seien. Dafür spricht das Verhalten von Chiton, wo jederseits in der Kiemenfurche (Mantelhöhle) zahlreiche Ctenidien in einer Längsreihe hintereinander liegen, und das Verhalten derjenigen Cephalopodenform, die wohl mit Recht als die ursprünglichste aller lebenden Cephalopoden gilt, von Nautilus nämlich, wo 4 Kiemen vorhanden sind (Tetrabranchiaten). Aus später zu erörternden Gründen ist aber die Ansicht mindestens ebenso berechtigt, dass die Mollusken ursprünglich nur ein Ctenidienpaar besessen haben.

Bei allen übrigen Mollusken mit paarigen Ctenidien sind dieselben in der That — auch bei den Lamellibranchiaten — stets nur in einem Paar vorhanden, das hinten am Körper liegt. Auch für die Stammformen der Prosobranchier ist die Lage der Kiemen in einer hinten am Körper gelegenen Mantelhöhle anzunehmen, die sich dann mit den Kiemen nach vorn verlagert hat, wo wir sie schon bei den noch mit zwei Kiemen ausgestatteten Zeugobranchiern antreffen.

Bei der grossen Mehrzahl der Prosobranchier zeigt sich die Asymmetrie des Körpers auch an den Kiemen, indem sich von den beiden Kiemen der Fissurelliden und Halioti-

Fig. 463. **Ctenidien verschiedener Mollusken**, nach Ray-Lankester. ***A*** **Chiton.** ***B*** **Sepia.** ***C*** **Fissurella.** ***D*** **Nucula.** ***E*** **Paludina.** *ft* Kiemenlängsmuskel, *abv* zuführendes Kiemengefäss, *ebv* ausführendes Kiemengefäss (Kiemenvene), *gl* paarige Lamellen (Blättchen) der zweizeilig gefiederten Kieme; in ***D***: *d* Lage der Axe, *a* innere, *b* und *c* äussere Reihe von Kiemenlamellen; in ***E*** bedeutet: *i* Enddarm, *br* Kiemenfäden.

den nur die linke erhält, die rechte aber völlig verschwindet. Bei denjenigen Formen, die sich noch am meisten an die Fissurelliden und Haliotiden anschliessen, den einkiemigen Diotocardiern (Turboniden, Trochiden etc.) ist die Kieme noch zweizeilig gefiedert, bei allen Monotocardiern aber nur einzeilig.

Bei einem Theile der Opisthobranchier, den Tectibranchiern, erhält sich noch ein Ctenidium, das der rechten Seite. Die übrigen sind mit der Mantelhöhle auch der ächten Ctenidien verlustig gegangen, die dann durch analoge (nicht homologe) Athmungswerkzeuge (adaptive Kiemen) ersetzt sein können.

Bei den Pulmonaten sind die Ctenidien in Folge der Anpassung an die Luftathmung verloren gegangen.

Das Blut, das in den Ctenidien arteriell geworden ist, gelangt bei den Mollusken durch die Vorkammern in das Herz, von wo aus es durch die Arterien im Körper vertheilt wird. Es ist deshalb verständlich, dass gewisse, wichtige Beziehungen zwischen Kiemen und Vorhöfen des Herzens vorhanden sind. Diese Beziehungen lassen sich kurz so resumiren: paarige Kiemen — paarige Vorkammern; unpaare einzige Kieme — unpaare einzige Vorkammer, an derjenigen Seite, auf welcher die Kieme sich erhält. Wo die Kiemen paarig sind, sind sie fast immer nur in einem Paar vorhanden, und es findet sich dann eine rechte und eine linke Vorkammer des Herzens. Nautilus hat 4 Kiemen und dementsprechend zwei rechte und zwei linke Vorkammern am Herzen. — Hingegen haben die Chitoniden trotz ihrer zahlreichen Kiemenpaare nur eine rechte und eine linke Vorkammer.

Die Scaphopoden besitzen weder ächte Ctenidien, noch andere localisirte Kiemen. Die Athmung mag an den verschiedenen, mit dem Wasser in Contact kommenden, weichhäutigen Oberflächen des Körpers (Innenfläche des Mantels, Tentakel etc.) stattfinden.

A) Amphineura.

Die Ctenidien der Amphineuren. Ich will zunächst den Bau eines einzelnen Chitonctenidiums (Fig. 464) beschreiben, das als Typus einer zweizeilig gefiederten Molluskenkieme dienen mag. Das federförmige Ctenidium erhebt sich frei auf dem Grunde der Kiemenfurche (Mantelhöhle). Man unterscheidet an ihm eine Axe, welche hier in Form einer dünnen Scheidewand auftritt. Auf jeder Breitseite der Scheidewand erheben sich von der Basis bis zur Spitze derselben in einer Reihe zahlreiche fast wie die Blätter eines Buches dicht gedrängt stehende, zarte, sehr flache, im Umriss rundliche Kiemenblättchen. Das Epithel ist an der ganzen Oberfläche der Kieme bewimpert. Die Wimpern sind auf dem Epithel der Axe auffallend lang. In der dem Fuss zugekehrten Seite der Axe verläuft von der Basis bis an die Spitze ein Blutgefäss, welches der Kieme venöses Blut zuführt (zuführendes Kiemengefäss). Auf der entgegengesetzten, dem Mantel zugekehrten Seite der Axe verläuft ein Gefäss (Kiemenvene) von der Spitze bis an die Basis der Kieme, welches das in der Kieme bei der Athmung arteriell gewordene Blut der allgemeinen Kiemenvene und durch diese der Vorkammer des Herzens zuführt. Diese Gefässe besitzen keine besondere Endothelwand, sie sind von Ringmuskelfasern umgeben. Die Kiemenvene begleitet ein starker Längsmuskel. An der Basis eines jeden Kiemenblättchens strömt das Blut durch eine Oeffnung aus der Kiemenarterie in den schmalen Hohlraum dieses Blättchens, um an der gegenüber liegenden Seite der Axe

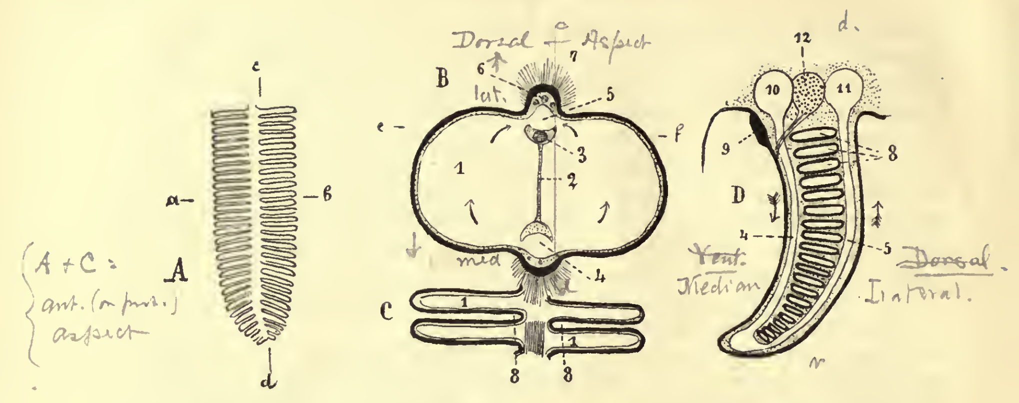


Fig. 464. **Bau eines Chitonctenidiums**, nach B. HALLER. *A* Einzelkieme mit den zweizeilig angeordneten Kiemenblättchen. *B* Querschnitt der Kieme in der Richtung *a—b* in Fig. *A*. 1 Schmaler Blutraum in den Kiemenblättchen, 2 Scheidewand in der Axe, 3 Längsmuskel, 4 zuführendes Kiemengefäss, 5 abführendes Kiemengefäss, 6 Nerven, 7 lange Cilien auf der Kiemenaxe. *C* 2 Paar Kiemenblättchen, senkrecht auf ihre Fläche in der Richtung *e—f* der Fig. *B* durchschnitten, horizontal, mit Bezug auf die Einzelkieme. 1 wie in Fig. *B*, 8 Zwischenraum zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kiemenblättchen. *D* Längsschnitt durch die Kieme, etwas seitlich von der Axe, parallel zu ihrer Scheidewand, in der Richtung *c—d* der Fig. *A*. Der Schnitt ist ein Theilstück eines Querschnittes durch den Körper. Bezeichnungen wie in Fig. *B* und *C*, ausserdem: 9 Riechwulst des Kiemenepithels, 10 allgemeines zuführendes, 11 allgemeines abführendes Kiemengefäss, 12 Pleurovisceralstrang des Nervensystems. Das Kiemenepithel ist überall durch eine dicke schwarze Contourlinie angedeutet.

durch eine ebensolche Oeffnung in die Kiemenvene einzutreten. Von dem in unmittelbarer Nähe der Kiemenbasis verlaufenden Pleurovisceralstrang treten Nerven in das Ctenidium ein.

Die Zahl der Kiemen in jeder Kiemenreihe ist bei den verschiedenen Chitonarten eine sehr wechselnde, von 75—14. Die Kiemenreihe erstrekt sich jederseits in der ganzen Länge der Kiemenfurche (Fig. 465 A), oder (Chiton laevis, Ch. Pallasii, Chitonellus) sie beschränkt sich auf die hintere Hälfte derselben (B, C).

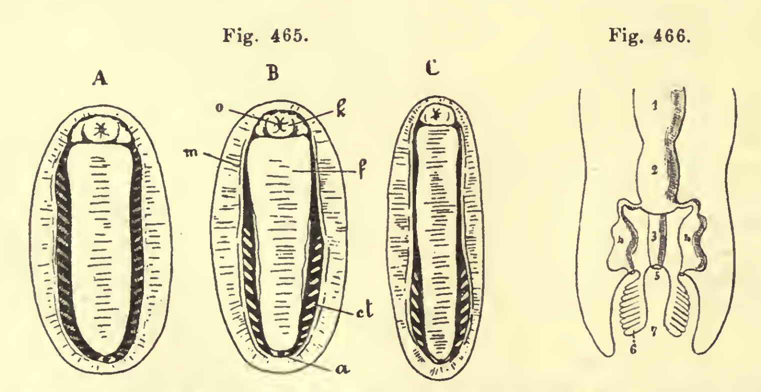


Fig. 465. **Schematische Darstellung der Kiemenverhältnisse bei den Chitoniden.** *m* Mantel, *o* Mund, *k* Schnauze, *f* Fuss, *ct* Ctenidien, *a* Anus.

Fig. 466. **Hinteres Leibesende von Chaetoderma**, schematisch, nach HUBRECHT. 1 Gonade, 2 Pericard, 3 Rectum, 4 Nephridium, 5 After, 6 Ctenidium, 7 Kloake.

Was die Solenogastres (Proneomenia, Neomenia, Chaetoderma) anbetrifft, so ist daran zu erinnern, dass die Mantelhöhle bei diesen Formen ausserordentlich reducirt ist, nämlich auf die Rinne jederseits neben dem rudimentären Fuss, die sich hinten in die Kloakenhöhle öffnet oder besser zur Kloakenhöhle erweitert. Die Kloake ist also der hintere Theil der Mantelhöhle. Bei Chaetoderma (Fig. 466) ist der Fuss verschwunden und die Mantelhöhle auf die Kloake reducirt, in welcher rechts und links vom After eine zweizeilig gefiederte Kieme liegt. Man fasst diese Kiemen als Ctenidien auf, als die letzten Ctenidien der Ctenidienreihen der Chitonen, die schon bei Chitonellus und gewissen Chitonarten auf die hintere Körperhälfte beschränkt sind. Bei Neomenia ist diese Kieme nicht mehr doppelt, sondern besteht aus einem Büschel von Fäden, die sich auf der Wand der Kloakenhöhle erheben, und bei Proneomenia finden wir nur noch unregelmässige Falten der Wand der Kloakenhöhle.

Ueber die Beziehungen der Chitonidenkiemen zu vielleicht als Osphradien zu deutenden Epithelstrecken siehe den Abschnitt über die Osphradien.

B) Gasteropoda.

Der Urform stehen am nächsten die Fissurelliden (Fig. 467 A u. B) unter den Prosobranchiern. In die vorderständige Mantelhöhle ragen von hinten und oben zwei symmetrisch zur Mittellinie, rechts und links vom After gestellte, zweizeilig gefiederte, langgestreckt-federförmige Kiemen vor, deren Axe höchstens in ihrem hinteren Theile mit dem Boden der Athemhöhle durch ein Band verbunden ist, während der vordere, zugespitzte Theil jeder Kieme frei vorsteht.

Die Duplicität der Kiemen der Fissurelliden (und verwandten Formen) und ihre Symmetrie ist von grosser Bedeutung. Es liegt darin ein sehr ursprünglicher Charakter, der uns erlaubt, die Kiemen mit denen niederer Lamellibranchier, der Protobranchien und mit denen der Cephalopoden zu vergleichen. Nur muss hier wieder betont werden, dass man mit gutem Recht annimmt, dass die linke Kieme von Fissurella der rechten der Lamellibranchier und Cephalopoden, und die rechte der linken dieser ursprünglich symmetrischen Mollusken entspricht. Das wird plausibel, wenn man sich vorstellt, dass die Mantelhöhle mit den Mantelorganen ursprünglich hinten am Körper lag und sich erst secundär der rechten Körperseite entlang nach vorn verschob.

An die Fissurelliden schliessen sich die Haliotiden an. Bei diesen ist die geräumige Mantelhöhle durch die starke Entwickelung des Columellarmuskels auf die linke Seite gedrängt. Von den zwei, zweizeilig gefiederten Kiemen ist die rechte etwas kleiner als die linke. Die Axe beider Kiemen ist fast in ihrer ganzen Länge mit der Innenwand des die Mantelhöhle bedeckenden Mantels verwachsen, und nur das vordere Ende ist zipfelförmig, frei und ragt sogar etwas aus der Athemhöhle hervor.

Besitzen die Fissurelliden und Haliotiden noch zwei Kiemen, so erhält sich bei den übrigen Diotocardiern nur noch die bei Haliotis grössere linke Kieme (also die ursprünglich rechte). Diese ist aber noch zweizeilig gefiedert, wenn auch dieser zweizeilig gefiederte Zustand in Folge eigenthümlicher Verhältnisse etwas verdeckt erscheint. Die Scheidewand nämlich der Kieme (ihre Axe), auf deren Breitseiten die beiden Reihen von Kiemenblättchen sitzen und

die schon bei Haliotis an der einen Kante mit der inneren Mantelwand verwachsen ist, verwächst nämlich auch mit der anderen Kante (in welcher die Kiemenarterie verläuft) etwas rechts von der ersteren Verwachsungslinie ebenfalls mit dem Mantel. Dadurch wird in einer Weise, die am besten durch die folgenden schematischen Querschnitte (Fig. 468) erläutert wird, die Mantelhöhle durch die Kiemenscheidewand in zwei ungleich grosse Abtheilungen getrennt, welche sich beide vorn ineinander öffnen.

Fig. 467. Fig. 468.

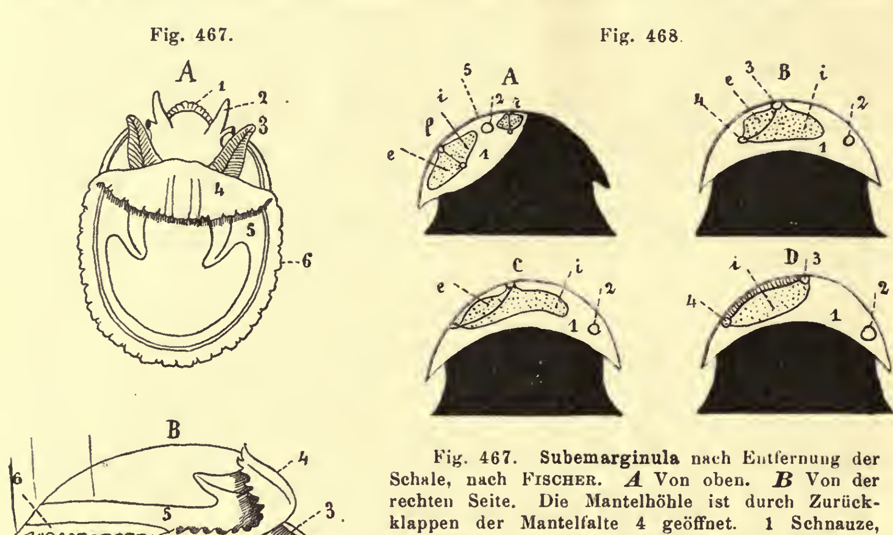


Fig. 467. **Subemarginula** nach Entfernung der Schale, nach FISCHER. ***A*** Von oben. ***B*** Von der rechten Seite. Die Mantelhöhle ist durch Zurückklappen der Mantelfalte 4 geöffnet. 1 Schnauze, 2 Tentakel, dahinter die kurzgestielten Augen, 3 rechtes Ctenidium, 4 Mantelfalte, 5 Schalenmuskel, 6 Mantelsaum rings um den Körper, 7 Epipodium, 8 Fuss.

Fig. 468. **Allgemeine Morphologie der Prosobranchierkieme.** Schematische Querschnitte in der Gegend der Mantelhöhle, von hinten ***A*** **Haliotis.** ***B*** **Trochus,** vorderer Theil der Mantelhöhle. ***C*** **Trochus,** mittlerer oder hinterer Theil der Mantelhöhle. ***D*** **Monotocardier.** 1 Mantelhöhle, 2 Rectum resp. Anus, *r* rechte, *l* linke Kieme von Haliotis (***A***), einzige vorhandene Kieme der Azygobranchier (***B***, ***C***) und Monotocardier (***D***), *i* Kiemenblättchen der inneren, *e* Kiemenblättchen der äusseren Reihe, zwischen beiden die Kiemenaxe oder Scheidewand mit dem zu- und abführenden Kiemengefäss (3 und 4), 5 Lage des Mantelschlitzes von Haliotis. Weitere Erklärung im Text.

In die viel kleinere obere Abtheilung ragt die eine Reihe der Kiemenblättchen (die hier kleiner sind) vor, während in die untere grosse Kammer der Mantelhöhle die der gegenüber liegenden Reihe angehörigen grossen Kiemenblättchen hinunterhängen. Am vorderen Ende ist jedoch die Kieme noch frei und ragt zipfelförmig vor (Trochiden, Turboniden, Neritiden).

Bei den Docoglossen (Patelliden im weiteren Sinne) finden wir mit Rücksicht auf die Kiemen sehr verschiedene Verhältnisse. Während nämlich die Lepetiden gar keine Kiemen besitzen, treffen wir bei Patella zahlreiche kleine Kiemenblättchen in einer Reihe rings um den Körper herum, auf der Innen- oder Unterseite der kurzen den Körper umkreisenden Mantelfalte, zwischen dieser und dem Fuss. Diese Reihe ist nur an einer vorn und links liegenden Stelle unterbrochen. Dass aber diese Kiemenblättchen, deren Anordnung ein wenig an die Kiemen der Chitonen erinnert, keine wahren Ctenidien sind, wird einwurfsfrei bewiesen durch die Thatsache, dass es Docoglossen giebt, welche neben

der marginalen Reihe von Kiemenblättchen eine ächte, zweizeilig gefiederte Kieme (Ctenidium) besitzen, welche vollständig derjenigen der Turboniden, Trochiden etc. entspricht (einige Tecturaformen, Scurria). Wieder andere Formen (Acmaea) besitzen ausschliesslich das ächte Ctenidium und keine marginalen Kiemenblättchen.

Bei der grossen zweiten Prosobranchierabtheilung der Monotocardier sind die Kiemenverhältnisse im Grossen und Ganzen ausserordentlich einförmig. Es existirt nur eine meist in ihrer ganzen Länge mit dem Mantel verwachsene, einzeilig gefiederte Kieme (Fig. 454, p. 615), welche der linken Fissurella- und Haliotis-Kieme, der einzigen Kieme von Turbo, Trochus etc. entspricht. Sie liegt gewöhnlich ganz links in der Mantelhöhle.

Die Entstehung dieser Kieme kann man sich am besten vorstellen, wenn man sich der bei Turbo, Trochus etc. vorhin geschilderten Verhältnisse erinnert. Man braucht nämlich nur anzunehmen, dass die dem Mantel zugekehrte Reihe der kleinen Kiemenblättchen von Turbo verschwindet, und dass die Kiemenscheidewand mit dem Mantel in ihrer ganzen Breite verwächst, um die bei den Monotocardiern bestehenden Verhältnisse zu erhalten (Fig. 468 C, D).

Eine besondere Besprechung erheischen nur wenige abweichende Formen.

1) Bei einer Reihe auf dem Lande lebender Monotocardier hat die Wasserathmung der Luftathmung Platz gemacht und ist das Ctenidium verschwunden (Acicula, Cyclostoma, Cyclophorus etc.).

2) Die Ampullarien sind amphibische Prosobranchier. Durch eine Verdoppelung des Mantels entsteht bei ihnen ein sehr geräumiger Lungensack, an dessen Innenwand sich ein reiches, respiratorisches Gefässnetz ausbreitet. Die untere Wand dieses Lungensackes (welche zugleich die Decke der Mantelhöhle bildet) ist von einer Oeffnung zur Aufnahme und Abgabe von Luft durchbrochen. Die Kieme ist auf die äusserste rechte Seite der Mantelhöhle verlagert, was wohl mit der starken Entwickelung des Lungensackes in irgend einem Zusammenhang steht. Trotzdem entspricht sie der sonst links gelagerten Monotocardierkieme, wie die Innervationsverhältnisse zeigen.

3) Die Gattung Valvata steht dadurch im Gegensatz zu allen übrigen Monotocardiern, dass ihre Kieme zweizeilig gefiedert und allseitig frei ist. Sie kann aus der Mantelhöhle vorgestreckt werden.

4) Unter den Heteropoden liegt die Kieme bei Atlanta noch wohl geborgen in der geräumigen Mantelhöhle. Bei Carinaria ist sie nur wenig geschützt durch die gering entwickelte Mantelfalte. Bei Pterotrachea fehlt die Mantelfalte, und die fadenförmigen Kiemenblättchen ragen hier frei und unbedeckt vor. Firoloides ist kiemenlos.

Opisthobranchiata. Hier erhält sich ein ächtes Ctenidium nur bei den Tectibranchiern und den Steganobranchiern unter den Ascoglossa. Es liegt, oft nur unvollständig bedeckt, in der rechtsseitig entwickelten Mantelhöhle und ist, wenigstens in einigen Fällen (z. B. Pleurobranchus), deutlich zweizeilig gefiedert.

Bei den Pteropoden, die wir von tectibranchiaten Opisthobranchiern ableiten müssen, ist das Ctenidium, wenn es überhaupt vorhanden ist, wenig entwickelt und liegt rechts am Körper. Es entspricht dem Ctenidium der Tectibranchier.

Bei den Gymnosomata erhält sich diese ächte Kieme nur bei den Pneumodermiden als ein einfacher, seltener (Pneumoderma) gefranster Fortsatz an der rechten Körperseite (Fig. 459, p. 652). Dagegen können sich neue Kiemen am hinteren Ende des Körpers entwickeln, die entweder mit dem ächten Ctenidium zusammen (Spongiobranchaea, Pneumoderma) oder allein vorkommen (Clionopsis, Notobranchaea), bis sie auch ihrerseits wieder verschwinden (Clione, Halopsyche).

Unter den Thecosomata besitzen nur die Cavoliniiden (Fig. 469) eine Kieme, welche als eine Reihe faltenförmiger Erhebungen der Leibeswand in der Mantelhöhle auftritt und in wellenförmigen Biegungen so verläuft, dass sie einen nach vorn offenen Halbkreis bildet, dessen grössere Hälfte auf der rechten Körperseite liegt.

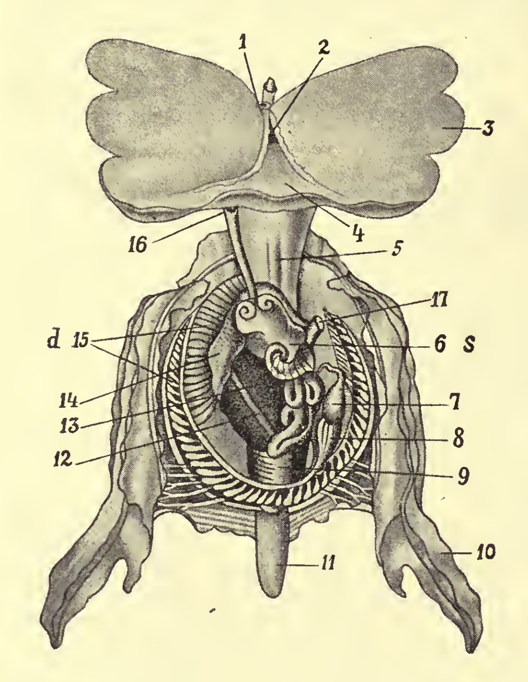


Fig 469. **Anatomie von Cavolinia tridentata**, nach SOULEYET. Schale und Mantel entfernt, Eingeweidesack zum Theil geöffnet, Ansicht von hinten und unten. *d* Rechts, *s* links; 1 Mündung des Penis, 2 Mund, 3 linke Flosse (Parapodium), 4 Fuss, 5 Oesophagus, 6 Theile des ausführenden Geschlechtsapparates, 7 Herzkammer, 8 Vorhof, 9 Zwitterdrüse, 10 seitliche Fortsätze des Mantels, 11 Spindelmuskel, 12 Darm, 13 Verdauungsdrüse (Leber), 14 Magen, 15 Ctenidium, 16 Geschlechtsöffnung, 17 Anus.

C) Lamellibranchiata.

Auch die Lamellibranchier besitzen von Haus aus zwei symmetrisch gelagerte, zweizeilig gefiederte Kiemen. Die bis vor kurzem allgemein verbreitete Ansicht, dass die Muscheln jederseits in der Mantelhöhle zwei Kiemen besitzen, hat sich nämlich als irrthümlich herausgestellt, indem diese zwei Kiemen in Wahrheit den zwei Reihen von Kiemenblättchen einer zweizeilig gefiederten Kieme entsprechen.

Es verlohnt sich, die interessante Reihe von Modificationen, welche die ursprünglich zweizeilig gefiederte Kieme innerhalb der Klasse der Lamellibranchier erleidet, Schritt für Schritt zu verfolgen.

a) Die ursprünglichsten Verhältnisse findet man bei den Protobranchiern. Betrachten wir z. B. Nucula (Fig. 405, p. 581). Hier finden wir die Kieme in einem ähnlichen Zustand, wie bei Fissurella, eine Axe, in welcher die Kiemenarterie und die Kiemenvene verläuft und welche durch ein kurzes, häutiges Band mit dem hinteren und oberen Theil des Rumpfes oder Eingeweidesackes und dem hinteren Schliessmuskel verbunden ist. Dieser Axe sitzen zwei Reihen von kurzen, flachen Kiemenblättchen auf. Die beiden federförmigen Kiemen convergiren nach hinten, wo sie mit einer freien, zipfelförmigen Spitze in die Mantelhöhle vorragen. Die Blättchen der beiden Reihen sind etwas nach unten gerichtet, so dass

sie aufeinander senkrecht stehen. Bei Malletia und Solenomya hingegen liegen sie noch in einer Ebene, so dass die beiden Reihen an der Axe gegenständig sind. Diese Ebene liegt bei Malletia horizontal, bei Solenomya von aussen und oben nach unten und innen geneigt. Die Zahl der Blättchen ist an der sehr schlanken Kieme von Malletia eine viel geringere als bei Nucula, sie sind in Folge dessen noch nicht so dicht gedrängt und noch nicht so abgeplattet. Jedes Blättchen enthält einen Blutraum, welcher eine Fortsetzung der Kiemenarterie ist. Zwei bindegewebige Stäbchen verlaufen am unteren Rande eines jeden Kiemenblättchens von der Axe bis zur Spitze und dienen ihm zur Stütze. Aehnliche Stützstäbchen finden sich fast bei allen Lamellibranchiern und zahlreichen Gasteropoden.

Das Epithelium der Kiemenblättchen ist an folgenden Stellen mit langen Cilien besetzt: 1) am ventralen Rande; 2) auf ihren beiden (vorderen und hinteren) Flächen, nahe am ventralen Rande.

Die ersteren Cilien bilden also mit Rücksicht auf die ganze Kieme je eine Längsreihe von Cilien an der freien, ventralen Kante einer jeden Blättchenreihe, und sie erzeugen einen Wasserstrom längs dieser Kante von hinten nach vorn. Die letztern stellen, indem sie wie die Borsten zweier ineinandergedrückter Bürsten ineinandergreifen, eine freilich lockere Verbindung der hintereinander liegenden Blättchen einer Reihe dar.

b) Bei den Filibranchiern (Fig. 470 B) werden die Blättchen in jeder der zwei Reihen sehr lang, und sie hängen weit in die Mantelhöhle herunter. Man bezeichnet sie jetzt als Kiemenfäden. Die Kiemenfäden beider Reihen sind auf sich selbst zurückgeknickt, so dass man an jedem Faden einen absteigenden und einen aufsteigenden Schenkel unterscheiden kann. Die Verlängerung der Kiemenfäden entspricht einer zum Zwecke der Athmung nützlichen Oberflächenvergrösserung. Die Grösse der Mantelhöhle setzt ihr eine Grenze, die dadurch umgangen wird, dass der Kiemenfaden auf sich selbst, gegen seine Ansatzstelle an der Axe zurückläuft. An der äusseren, dem Mantel zugekehrten Reihe ist jeder Kiemenfaden nach aussen, an der inneren nach innen zurückgeknickt.

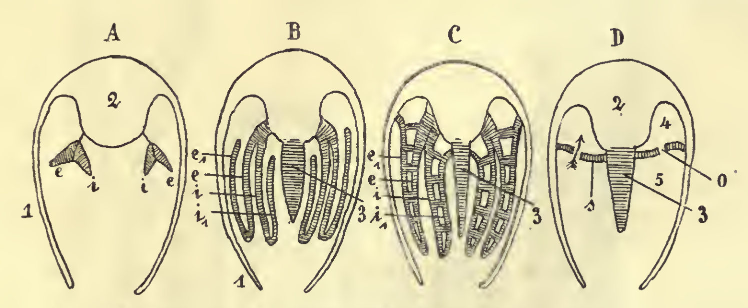


Fig. 470. **Morphologie der Lamellibranchiatenkieme**, schematische Querschnitte. *A* **Protobranchiata.** *B* **Filibranchiata.** *C* **Eulamellibranchiata.** *D* **Septibranchiata.** 1 Mantel, 2 Rumpf (Eingeweidesack), 3 Fuss, *e* in *A* Kiemenblättchen der äusseren Reihe der zweizeilig gefiederten Kieme, in *B* Kiemenfaden der äusseren Reihe, in *C* äusseres Kiemenblatt, *i* Kiemenblättchen resp. Kiemenfaden der inneren Reihe, resp. inneres Kiemenblatt, e_1 aufsteigender Ast resp. Lamelle des äusseren Kiemenfadens resp. Kiemenblattes, i_1 aufsteigender Ast resp. Lamelle des inneren Kiemenfadens resp. Kiemenblattes. In *D* bedeutet *s* die zu einem musculösen Septum umgewandelte Kieme, welche die Mantelhöhle in eine obere (4) und in eine untere Etage (5) theilt, die miteinander durch Spalten (*o*) in der Scheidewand communiciren. Die weitere Erklärung im Text.

In jeder Reihe stehen die Kiemenfäden dicht hintereinander, so dass die ganze Reihe das Aussehen eines Blattes oder einer Franse bekommt. Dieses Kiemenblatt besteht aus zwei Lamellen, die einander dicht anliegen, einer absteigenden und einer aufsteigenden, die am unteren Rande des Blattes ineinander übergehen. Die absteigende Lamelle wird gebildet von den absteigenden, die aufsteigende von den aufsteigenden Schenkeln der Kiemenfäden. Die aufsteigende Lamelle liegt am äusseren Blatte aussen, am inneren innen von der absteigenden.

Bei den Filibranchiern behalten die einzelnen Kiemenfäden ihre volle Selbständigkeit, sie sind frei, das heisst die aufeinander folgenden Fäden eines Blattes (einer Reihe) sind weder unter sich — noch sind die aufsteigenden und absteigenden Schenkel eines und desselben Kiemenfadens miteinander fest verbunden. Immerhin finden sich an den Vorder- und den Hinterseiten der Fäden oder Filamente Stellen mit ausserordentlich dicht stehenden, langen Cilien. Ich will diese dicht gedrängten Cilien Cilienbürsten nennen. Die Cilienbürsten der aufeinander folgenden Kiemenfäden greifen ineinander, und so kommt ein gewisser Zusammenhang zwischen den Fäden eines Kiemenblattes zu Stande.

Bei den Mytiliden kommen ferner schon Verwachsungen zwischen den ab- und aufsteigenden Schenkeln der Kiemenfäden vor, sogenannte

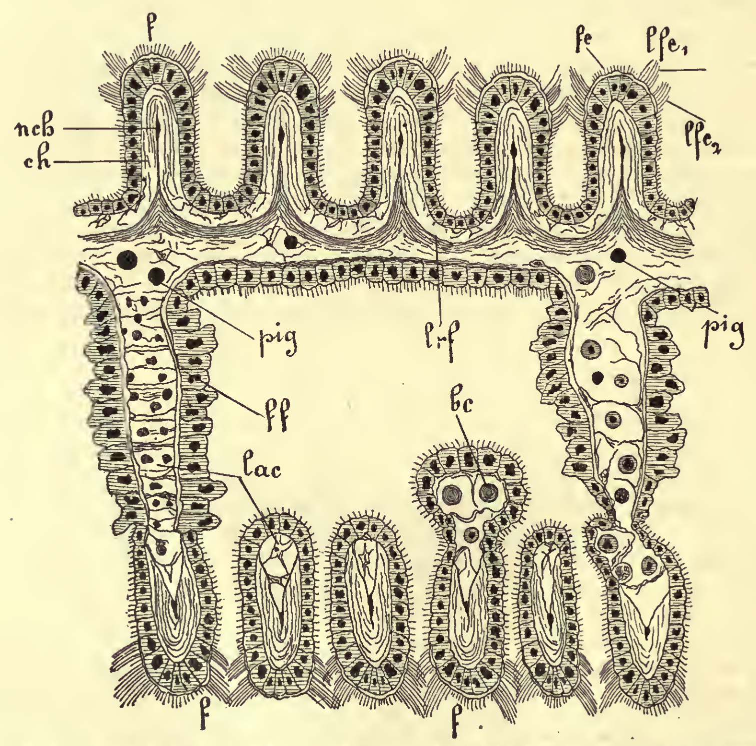


Fig. 471. Stück eines Querschnittes durch das äussere Kiemenblatt von Dreissensia polymorpha, nach Peck. *f* Die einzelnen Kiemenfäden, *ff* subepitheliale Fasern, *ch* Stützsubstanz der Fäden, *lac* Lacunengewebe, *pig* Pigmentzellen, *bc* Blutkörperchen, *fe* Epithelium des freien Randes der Kiemenfäden, lfe_1 und lfe_2 zwei Reihen von lateralen Epithelzellen der Kiemenfäden, welche lange Cilien (Cilienbürsten) tragen, *lrf* Gewebe der interfilamentären Verbindungsbrücken. Es sind zwei interfoliäre Verbindungsbrücken getroffen.

interfoliäre Verwachsungen; aber diese Verwachsungen enthalten keine Blutkanäle.

Bei Anomia sind die dorsalen Enden der aufsteigenden Schenkel des äusseren Blattes frei, bei den Arciden sind sie miteinander verwachsen, doch ohne innere Communication. In diesen Fällen ist der Binnenraum eines jeden Kiemenfadens durch eine Scheidewand in zwei Kanäle getheilt. In dem einen strömt das Blut von der Basis des Kiemenfadens bis an das Ende desselben, in dem anderen von dem Ende bis zur Basis (zur Axe) zurück. Bei den Mytiliden sind die dorsalen Enden der aufsteigenden Schenkel der Kiemenfäden eines Blattes miteinander verwachsen, und ihre Blutkanäle communiciren an diesen Verwachsungsstellen, also am oberen Rande der aufsteigenden Lamelle miteinander.

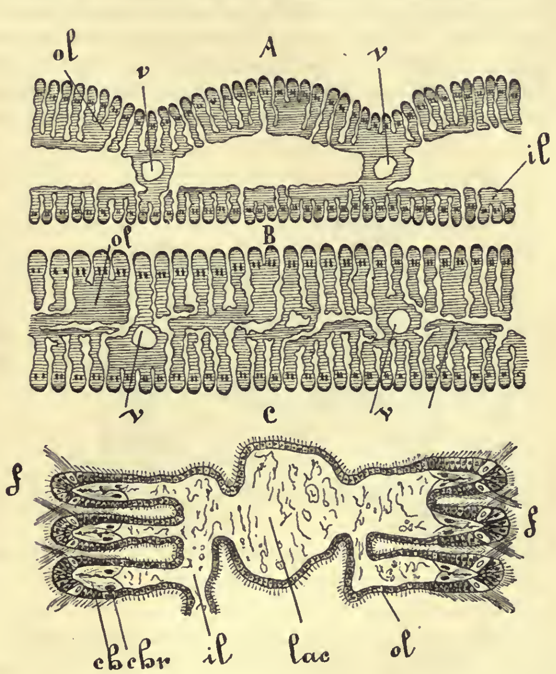


Fig. 472. Stücke von Querschnitten durch die Kiemenblätter von Anodonta, nach Peck. ***A*** Aeusseres, ***B*** inneres Kiemenblatt; man sieht bei jedem Kiemenblatt die Querschnitte seiner beiden Lamellen und die interfoliären sowohl als die interfilamentären Verbindungsbrücken. ***C*** Ein Theil von ***B*** stark vergrössert. *ol* Aeussere, *il* innere Lamelle eines Kiemenblattes, *v* Blutkanäle, *f* die einzelnen Kiemenfäden, aus denen die Kiemenlamellen bestehen, *lac* Lacunengewebe, *ch* Stützgewebe der Kiemenfäden mit festeren Stützstäben *chr*.

c) Pseudolamellibranchier. Bei diesen ist jedes Kiemenblatt im Sinne einer weiteren Oberflächenvergrösserung gefaltet. Die Falten verlaufen in der Längsrichtung der Kiemenfäden, sind also annähernd dorsoventral. Man kann also regelmässig alternirende Wülste und Furchen, vorspringende und einspringende Kanten an jedem Blatt, und zwar an beiden Flächen desselben unterscheiden, so dass immer ein vorspringender Wulst auf der Aussenfläche einem solchen auf der Innenfläche, eine Furche auf der Aussenfläche einer solchen auf der Innenfläche gegenüberliegt. Die ein- und vorspringenden Kanten werden je von einem Kiemenfaden gebildet, und der Kiemenfaden der einspringenden Kante zeichnet sich als Hauptfaden in irgend einer Weise, z. B. durch grössere Breite, vor den übrigen aus. Die beiden Lamellen eines Kiemenblattes sind stellenweise durch Querbänder verbunden, welche Blutkanäle enthalten können oder nicht. Diese Verbindungen finden sich entweder zwischen den gegenüberliegenden einspringenden oder zwischen den gegenüber-

liegenden vorspringenden Kanten eines Blattes, mit anderen Worten, zwischen dem aufsteigenden und dem absteigenden Schenkel der Hauptfäden, die entweder an den einspringenden oder an den vorspringenden Kanten eines Blattes liegen. Der obere Rand der aufsteigenden Lamelle des äusseren Blattes kann mit dem Mantel verwachsen. Die aufeinanderfolgenden Kiemenfäden eines und desselben Blattes sind miteinander nur durch Cilienbürsten verbunden.

d) Eulamellibranchier (Fig. 471—473). Die Kiemenblätter sind glatt oder gefaltet. Immer aber stehen sowohl die absteigenden und aufsteigenden Lamellen eines und desselben Kiemenblattes, als auch die aufeinanderfolgenden Kiemenfäden eines Blattes miteinander durch zahlreiche vascularisirte Verbindungsbrücken in organischer Verbindung. Diese Verbindungsbrücken sind also sowohl interfoliär als interfilamentär. Dieses Verhalten bedingt ein vollständiges Verwischen des ursprünglichen filamentären Baues jedes Kiemenblattes. Es ist dasselbe wirklich zu einem Blatt geworden, welches an beiden Flächen Löcher oder Spalten (die nicht verwachsenen Stellen zwischen den aufeinanderfolgenden Filamenten)

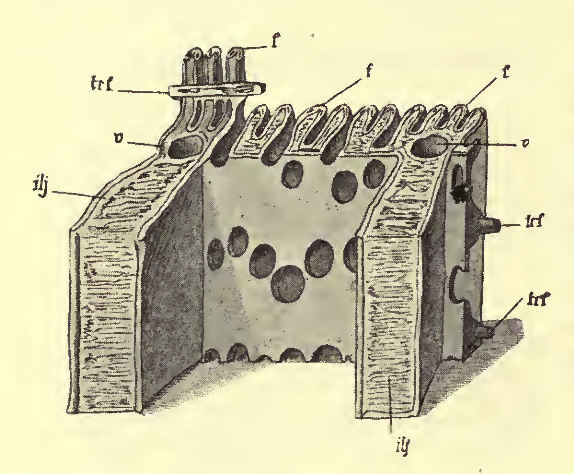


Fig. 473. Herausgeschnittenes Fragment der aufsteigenden Lamelle des äusseren Kiemenblattes von Anodonta, schematisch, nach PECK. *f* Die einzelnen Kiemenfäden, verbunden durch interfilamentäre Verbindungsbrücken, *trf* Bindegewebe derselben, *v* Blutkanäle, *ilj* interlamelläre Verbindungsbrücken, die (schwarz gehaltenen) Löcher in der Kiemenlamelle sind die übrig gebliebenen Lücken zwischen den Kiemenfäden und ihren Verbindungsbrücken, durch welche das Athemwasser strömen kann.

aufweist, die in ein Lücken- oder Kanalsystem im Inneren des Kiemenblattes führen, welches den nicht verwachsenen Stellen zwischen absteigender und aufsteigender Lamelle eines und desselben Kiemenblattes entspricht. Diese Beschaffenheit wurde früher als für die Muscheln typisch gehalten, hat ihnen den Namen Lamellibranchiaten verschafft und zu der Ansicht geführt, dass diese Thiere durch den Besitz von zwei blättrigen Kiemen jederseits in der Mantelhöhle, also im Ganzen vier, ausgezeichnet seien. Wir wissen jetzt, wie die zwei Kiemenblätter jederseits entstanden sind und dass sie nur den modificirten zwei Reihen von Kiemenblättchen der ursprünglichen, zweizeilig gefiederten Kieme der Protobranchier entsprechen. Die Lamellibranchier haben in Wirklichkeit jederseits nur eine Kieme in der Mantelhöhle.

Das Blut strömt jetzt nicht mehr durch die ursprünglichen Kiemenfäden in die Lamellen der Kiemen und aus diesen zurück, sondern die zu- und abführenden Blutwege liegen in dem Balkennetz zwischen den beiden Lamellen eines Kiemenblattes, welches eben diese beiden Lamellen zu einem Blatte verbindet.

Das äussere Blatt einer Kieme kann, anstatt dass es dem inneren Blatt parallel in die Mantelhöhle herunterhängt, dorsalwärts in die Mantelhöhle emporragen, so dass inneres und äusseres Blatt in eine Ebene zu liegen kommen (bei Telliniden und Anatinacea).

Die aufsteigende Lamelle des äusseren Blattes kann fehlen (Anatinacea, Lasaea); ja das ganze äussere Blatt kann fehlen (Lucina, Corbis, Montacuta, Cryptodon).

Bei allen Lamellibranchiern mit Ausnahme der Protobranchier, ferner der Arcidae, Trigoniidae und Pectinidae, kommt es zu einer Verwachsung zwischen Kieme und Mantel, derart, dass der dorsale Rand der aufsteigenden (äusseren) Lamelle oder, wo diese fehlt, der freie Rand der einzig vorhandenen Lamelle des äusseren Kiemenblattes mit dem Mantel verschmilzt. In ähnlicher Weise kann der dorsale Rand der aufsteigenden (inneren) Lamelle des inneren Kiemenblattes mit dem oberen Theile des Fusses verschmelzen (Fig. 470 C). Wenn nun beide Kiemen, die im Bereiche des Fusses mit diesem verschmelzen, hinten, wo der Fuss aufhört, von beiden Seiten her in der Mittellinie der Mantelhöhle mit einander verschmelzen, so bilden sie eine Scheidewand, welche, indem sie sich mit der vom Mantel gebildeten Scheidewand zwischen Einströmungs- und Ausströmungssipho verbindet, die Mantelhöhle in eine obere und in eine untere Abtheilung trennt. Durch den unteren (Einströmungs-)Sipho strömt das Wasser in die grosse, untere Mantelhöhle, badet die Kiemen, kommt nach vorn, giebt die mitgeschwemmten Nahrungspartikelchen an den Mund ab, fliesst dann jederseits neben dem Fuss in dem oberen Theil der Mantelhöhle, die durch die Ansatzstelle der Kieme in zwei Kanäle getheilt wird, in die hinter dem Fuss einheitliche hintere und obere Abtheilung, und von da durch den oberen (Ausströmungs-) Sipho nach aussen (vergl. Fig. 410, p. 585).

e) Septibranchier (Fig. 415 A u. B, p. 588 u. Fig. 470 D). Diese Muscheln wurden irrthümlich für kiemenlos gehalten. In Wirklichkeit hat sich bei ihnen die eben erwähnte Kiemenscheidewand unter starker Veränderung ihres Baues zu einem musculösen Septum umgewandelt, welches die Mantelhöhle in horizontaler Richtung quer durchzieht und sich hinten an das Siphonalseptum anschliesst, weiter vorn den Fuss rings umgiebt. Dieses Septum ist in je nach den Gattungen verschiedener Weise von Spalten oder Löchern durchbrochen, durch welche eine Communication zwischen oberer und unterer Abtheilung der Mantelhöhle stattfinden kann.

D) Cephalopoda.

Die Kiemen der Cephalopoden sind durchgängig zweizeilig gefiedert. Ihr Bau ist bei den Dibranchiaten genauer untersucht. Beispiel Sepia. Jede Kieme hat im Ganzen die Gestalt eines schlanken Kegels, welcher der Länge nach dem Eingeweidesack in der Mantelhöhle aufliegt, so dass die Basis dorsalwärts (gegen die Spitze des Eingeweidesackes), die Spitze ventralwärts, gegen den freien Rand der Mantelfalte, d. h. gegen die Mantelspalte gerichtet ist (Fig. 462, p. 656). Die beiden Kiemen divergiren mit ihren Spitzen.

Die zwei Reihen von flachen, dreieckigen, zipfelförmigen Kiemenblättchen (Fig. 474) werden getragen von den beiden Kiemengefässen, so dass sich jedes Kiemenblättchen mit dem einen Ende seiner Basis an der Kiemenarterie, mit dem anderen an der Kiemenvene befestigt. So kommt in der Axe der Kieme ein zwischen den beiden Gefässen und auch zwischen

den beiden Reihen von Kiemenblättchen verlaufender Kanal zu Stande, welcher zwischen je zwei aufeinander folgenden Blättchen durch eine Oeffnung mit der Mantelhöhle communicirt und also vom Athemwasser durchströmt werden kann. Diese Oeffnungen oder Spalten, welche in den Axenkanal der Kieme hineinführen, sind zu beiden Seiten der Axe alternirend angeordnet, ebenso wie die Kiemenblättchen, zwischen deren Basis sie liegen. Die Kiemenvene bildet die hintere, dem Mantel zugekehrte, die Kiemenarterie die vordere, dem Eingeweidesack zugekehrte Stütze der Kieme. Die Kiemenarterie ist in ihrer ganzen Ausdehnung durch eine bindegewebige Membran mit dem Integumente des Eingeweide-

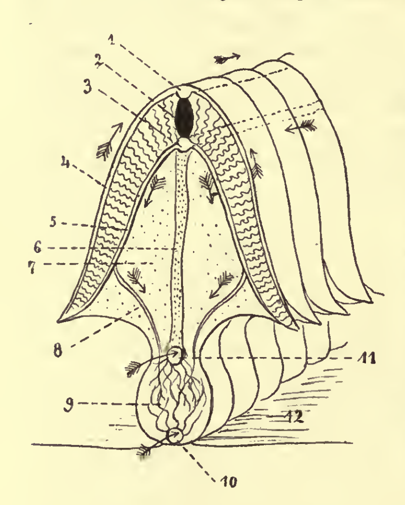


Fig. 474. **Schematische Darstellung des Baues der Sepiakieme**, nach der Darstellung von JOUBIN. 1 Kiemenvene (enthält arterielles Blut), 2 Kiemenkanal, 3 Kiemenarterie (enthält venöses Blut), 4 specielle Kiemenvene (Vas efferens) eines jeden Kiemenblättchens, 5 specielle Kiemenarterie (Vas afferens) eines jeden Kiemenblättchens, 6 Aufhängeband der Kieme, welches speciell die Kiemenarterie (3) am hinteren Integument (12) des Eingeweidesackes befestigt, 7 specielles Aufhängeband eines jeden Kiemenblättchens am allgemeinen Aufhängeband 6, 8 eine der Communicationen der Kiemenarterien mit der Blutdrüse 9, welche von venösem Blut durchspült wird. Die Gefässe 10 und 11 führen das venöse Blut, welches die Blutdrüse durchspült hat, wieder in den an der Kiemenbasis gelegenen venösen Sinus zurück. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstromes an.

sackes verwachsen. Der vordere (dem Eingeweidesack zugekehrte) Rand eines jeden Kiemenblättchens ist mit dieser Membran, die ich als Aufhängeband der Kieme bezeichnen will, selbst wieder durch eine dreieckige, dünne Haut verbunden. Am hinteren, freien Rande eines jeden Kiemenblättchens verläuft die specielle Kiemenvene dieses Blättchens und mündet in die Vene der Gesammtkieme ein, am vorderen, mit dem Aufhängeband verbundenen Rande verläuft die specielle Arterie des betreffenden Blättchens. Jedes Blättchen ist selbst wieder gefaltet, und zwar auf beiden Flächen alternirend. Jede solche Falte ist ferner selbst wieder gerunzelt. Alle diese Faltensysteme stehen senkrecht aufeinander. Sie dienen zur Oberflächenvergrösserung.

Da, wo das Aufhängeband der Kieme in das Integument des Eingeweidesackes übergeht, birgt er in seinem Innern einen Zellkörper, der von einem System von blutführenden, intercellulären Kanälen durchzogen ist und vielleicht eine Blutdrüse darstellt. Dieser Zellkörper bezieht venöses Blut aus Verästelungen der Haupt-Kiemenarterie und der Kiemenarterien der Blättchen und giebt dasselbe wieder ab an zwei Venen, die bis zur Basis der Kieme zurückverlaufen, um dort wieder mit anderen Gefässen in den venösen Sinus der Niere einzumünden, von wo es zum zweiten Male durch die Kiemenarterie in die Kieme gelangt. Es gelangt also nicht alles venöse Blut, das durch die Kiemenarterie der Kieme zugeführt wird, in die Kiemenblättchen und zur Athmung, sondern ein Theil desselben durchströmt die „Blutdrüse“, um, wieder ungeathmet, zum venösen Kiemenherzen zurückzukehren. Gewisse feine

Verästelungen der Kiemenarterien dienen ferner zur Ernährung der Kieme und ihrer Aufhängemembranen. Ihr Blut kehrt durch ein besonderes Gefäss, das der Kiemenarterie an ihrer Vorderseite parallel läuft, zum venösen Sinus zurück.

Ein kräftiger Nerv tritt von der Basis in die Kieme ein und verästelt sich in ihr. Ein Muskel breitet sich auf der Oberfläche der Blutdrüse aus, und eine besondere Musculatur ermöglicht die Contractionen der Hauptkiemenvene.

Die Kiemen der Octopoden weichen in ihrem Bau beträchtlich, doch nicht wesentlich, von denen der Decapoden ab. Der Kiemenkanal ist viel geräumiger. Die Kiemenblättchen sind nicht nur gefaltet, sondern selbst wieder mit auf beiden Seiten alternirenden Lamellen besetzt, die selbst wieder auf beiden Flächen alternirend stehende Lamellen 2. Ordnung und diese 3. Ordnung und so fort, bis zu Lamellen 7. Ordnung tragen. So wird jedes Kiemenblättchen zu einem sehr complicirt gefalteten oder gefiederten Gebilde mit ausserordentlich stark vergrösserter Oberfläche.

B) Adaptive Kiemen.

Die Scaphopoden und viele Gasteropoden besitzen keine ächten Ctenidien. Die Ctenidien sind, als Wasserathmungsorgane, verschwunden bei den wenigen luftathmenden Prosobranchiern und bei den Pulmonaten. Welches aber die Ursache ihres Verschwindens bei den im Wasser lebenden Opisthobranchiern (incl. die ctenidienlosen Formen der Pteropoden) war, lässt sich zur Zeit nicht sagen, um so weniger, als bei den meisten Opisthobranchiern an Stelle der verschwundenen Ctenidien neue, mit diesen morphologisch nicht vergleichbare, adaptive Kiemen auftreten. Ja es können (Pneumoderma) solche Kiemen schon auftreten, bevor die ächten Ctenidien geschwunden sind. Manche Opisthobranchier und die Scaphopoden besitzen überhaupt keine Kiemen, weder adaptive noch ächte. Hier erfolgt die Athmung offenbar an verschiedenen, geeigneten Stellen der Körperoberfläche, und vielfach, wo neben Kiemen grössere Epipodial-, Parapodial- oder Mantelausbreitungen vorkommen, mögen diese eine accessorische Rolle bei der Athmung spielen.

Adaptive Kiemen finden wir bei den meisten Ascoglossa und den Nudibranchiata und, wie oben schon gesagt wurde, bei einigen gymnosomen Pteropoden. Bei letzteren bestehen sie aus unansehnlichen gefransten oder ungefransten Leisten am hinteren Körperende von verschiedener Form, deren Besprechung kein genügendes vergleichend-anatomisches Interesse darbietet.

Die Hauptformen der adaptiven Kiemen der Nudibranchier sind: 1) die Analkiemen der Dorididae; 2) die rechts- und linksseitigen Längsreihen von Kiemenblättchen unter der Mantelfalte der sogenannten Phyllidiidae; 3) die Rückenanhänge oder Cerata der Nudibranchiata und der meisten Ascoglossa.

1. Die Analkiemen (Fig. 475)

sind zierliche, meist zweiseitig gefiederte Kiemenblättchen, welche rosettenförmig den in der Mittellinie des Rückens hinter der Körpermitte gelegenen After der Dorididae umstellen. Zugleich mit diesen Analkiemen können noch Cerata vorkommen (Polyceridae). Die Ansicht, nach

welcher die Analkiemen Ctenidien sind, entbehrt zur Zeit hinreichender Begründung.

2. Die rechts- und linksseitigen Längsreihen von Kiemenblättchen (Fig. 404, p. 580)

der Phyllidiidae und Pleurophyllidiidae stehen zu dem (fehlenden) Ctenidium in einem ähnlichen Verhältnisse, wie die entsprechenden, früher schon besprochenen Bildungen der Patelliden zu dem ächten (bald fehlenden, bald vorhandenen) Ctenidium. Es handelt sich um zahlreiche kleine, von der Unterseite der den Körper umziehenden Mantelfalte in die niedrige Mantelhöhle vorspringende Lamellen, die entweder in einer einzigen, sich in der ganzen Länge der Mantelfalte erstreckenden, nur vorn unterbrochenen Reihe stehen (Phyllidia), oder die Reihe ist auch hinten unterbrochen (Pleurophyllidia), oder die Kiemenblättchen sind jederseits auf das Hinterende der Mantelfalte beschränkt (Hypobranchiaea). Dermatobranchus ist eine kiemenlose Gattung.

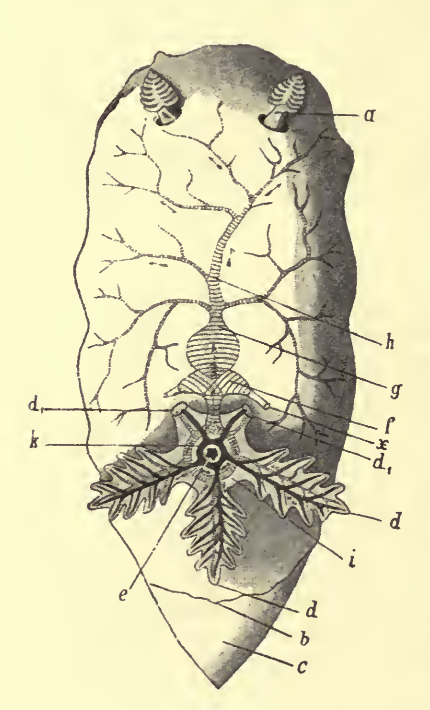


Fig. 475. **Doris, Respirations- und Circulationssystem,** nach LEUCKART, Wandtafeln. *a* Rhinophoren, *b* hinterer Rand des Eingeweidesackes, *c* Fussende, *d* Kiemenfeder, d_1 zwei abgeschnittene Kiemenfedern, *e* After, *f* Vorhof, *g* Kammer des Herzens, *h* Aorta, *i* Ringvene um den After, enthält das aus der Kieme zurückströmende arterielle Blut und führt es durch die Kiemenvene in den Vorhof, *k* Ringarterie, enthält aus dem Körper kommendes venöses Blut, *x* zwei Gefässstämme, welche venöses Blut direct zum Herzen führen.

3. Die Rückenanhänge (Cerata) (Fig. 402, p. 579)

sind sehr verschieden gestaltete, bald einfache und bald verästelte, in grösserer oder geringerer Anzahl vorhandene, verschiedenartig angeordnete Fortsätze. An ihrer Spitze findet man häufig eine Cnidophorentasche, eine Einstülpung des Ectoderms, in welcher Nesselzellen mit Nesselkapseln zur Ausbildung gelangen. Häufig erstrecken sich Divertikel des Darmes (der Verdauungsdrüse) in die Cerata hinein und können sogar an ihrer Spitze nach aussen münden. Die Cerata sind meist schön und auffallend gefärbt und gezeichnet. Sie mögen bald, vermöge ihrer Farbe und Form, die Rolle von schützenden, verbergenden Einrichtungen, bald bei dem Zusammentreffen von auffallenden Farben und Nesselzellentaschen die Rolle von Warnzeichen spielen. Häufig brechen sie an ihrer Basis leicht ab (Schutzeinrichtung), und immer werden sie leicht wieder regenerirt. Sie spielen gewiss auch bei der Athmung, wie übrigens die gesammte übrige Körperoberfläche, eine Rolle, besonders wo sie stark verästelt und reich vascularisirt sind.

Gewisse Opisthobranchier sind gänzlich kiemenlos, so die Elysiidae, Limapontiidae und Phyllirrhoidae.

Unter den Pulmonaten hat die schalenlose Gattung Onchidium adaptive Kiemen ausgebildet. Die Arten dieser Gattung leben amphibisch am Meeresstrande, an Stellen, die von der Fluth bedeckt werden. Ihre Lungenhöhle ist sehr klein; dafür findet die Athmung am reich vascularisirten Rückenintegument der Thiere und ganz besonders auf den hier befindlichen einfachen oder verästelten Rückenpapillen statt, in denen ein reiches Gefässnetz vorkommt, welches das Blut von einem zuführenden Gefäss erhält und an ein abführendes abgiebt.

C) Lungen.

Für die Pulmonaten ist der gänzliche Verlust des typischen Molluskenctenidiums charakteristisch, der mit der Lebensweise dieser luftathmenden Thiere zusammenhängt. Anstatt Wasser wird Luft in die vorn oder seitlich am Eingeweidesack liegende Mantelhöhle aufgenommen und aus ihr entleert. Die Mantelhöhle wird zu einer Lungenhöhle.

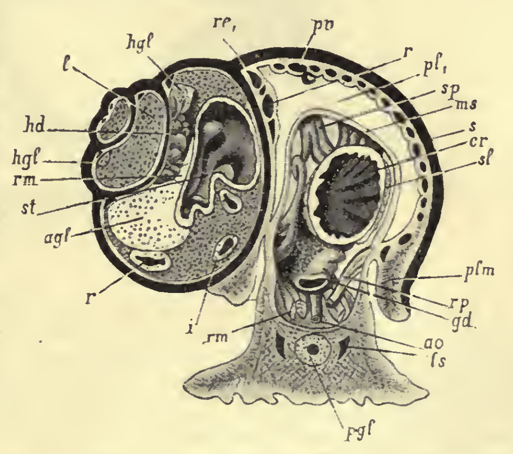


Fig. 476. **Etwas schief und vor der Columella geführter Querschnitt durch Helix**, nach HOWES. *pgl* Fussdrüse, *fs* seitlicher Blutsinus des Fusses, *ao* Kopfaorta, *gd* Uterus, *rp* Rückziehmuskel des Penis, *plm* Muskel des Mantelrandes, welch letzterer mit dem Nackenintegument verwachsen ist, *sl* Speicheldrüse, *cr* Kropf, erweiterter Oesophagus, *s* Schale, *ms* Boden der Lungenhöhle = dorsales Integument des hinteren vom Mantel bedeckten Nackenabschnittes, *sp* Stiel des Receptaculum seminis, pl_1 Lungenhöhle, *pv* zuführende Lungengefässe, re_1 Harnleiter, *r* Rectum, *hgl* Zwitterdrüse, *l* Verdauungsdrüse, *hd* Zwittergang, *rm* Spindelmuskel, *agl* Eiweissdrüse, *i* Darm, *st* Magen.

Der freie Rand der Mantelfalte, welche die Decke der Lungenhöhle bildet, verwächst mit dem darunter liegenden Körperintegument des Nackens bis an eine rechts liegende Stelle, welche offen bleibt, und welche als ein verschliessbares Athemloch die Zu- und Abfuhr der Luft der Lungenhöhle ermöglicht. Längs der Verwachsungslinie ist der Mantelrand stark wulstförmig verdickt (Mantelwulst) und enthält hier ausserordentlich zahlreiche Kalkdrüsen. An der inneren, zarthäutigen Oberfläche des Mantels (Decke der Lungenhöhle) breitet sich ein dichtes respiratorisches Blutgefässnetz aus. Eine Vene, die Ringvene, verläuft dem Mantelwulst entlang. Aus ihr entspringen zahlreiche am Mantel sich ausbreitende, feine, anastomosirende Gefässe. Aus dem Netzwerk dieser feineren Gefässe sammeln sich wieder grössere Stämme, welche in die grosse, dem Rectum ungefähr parallel verlaufende Lungenvene eintreten, die auf der rechten Seite der Lungendecke, links vom Rectum nach oben und hinten verläuft, um in den Vorhof des Herzens einzumünden. Die Ringvene enthält venöses Blut, die Lungenvene enthält Blut, das in dem Gefässnetz der Lungendecke bei der Athmung arteriell geworden ist und nun dem Vorhof des Herzens zugeführt wird.

Da bei den meisten Pulmonaten, wie bei den Prosobranchiern, das Athmungsorgan (mit der Mantelhöhle, in der es liegt) vor dem Herzen gelegen ist, so sind diese Pulmonaten prosopneumon. Ueber die Opisthopneumonie, welche bei einigen Pulmonaten in Folge der Verlagerung des Eingeweidesackes und des Mantels an das hintere Körperende entstanden ist, vergleiche Abschnitt V, p. 648.

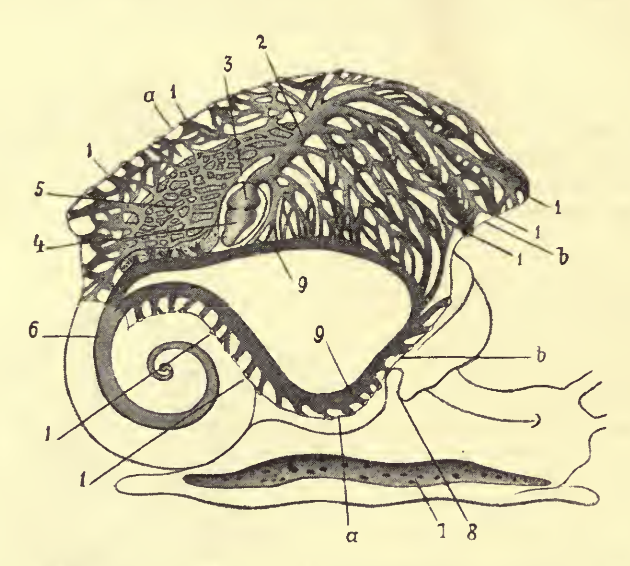


Fig. 477. **Helix.** Die Lungendecke dem Rectum und ihrem mit dem Nacken verwachsenen Rand entlang durchschnitten und zurückgeklappt, zur Demonstration des Blutgefässsystems, nach HOWES. Die Lungenvenen sind hell, die zuführenden Lungengefässe und venösen Sinusse dunkel gehalten. *a a*, *b b* Zusammengehörige Schnittränder, 1 zuführende Lungengefässe, welche ihr (venöses) Blut aus dem grossen venösen Ringsinus 9 beziehen. Dieser letztere erhält sein Blut aus den grossen Körpersinussen, von denen der des Eingeweidesackes 6 und der rechte Fusssinus 7 dargestellt sind. Die abführenden Lungengefässe sammeln das an der Lungendecke arteriell gewordene Blut und führen es durch die Lungenvene 2 zum Vorhof 3 des Herzens. 4 Herzkammer, 5 Nierenkreislauf.

Gewisse Pulmonaten (Limnaeiden) haben sich wieder an das Leben im Wasser angepasst, aber sie athmen wie die Landformen und steigen von Zeit zu Zeit zum Luftholen an die Oberfläche des Wassers. Immerhin ist ihre Athemhöhle in der Jugend mit Wasser erfüllt, und sie sind dann wasserathmend. Bei einer Tiefseeform des Genfersees, Limnaea abyssicola, findet diese Wasserathmung zeitlebens statt; die in keiner Weise modificirte „Lungenhöhle" ist hier beständig mit Wasser erfüllt.

In ähnlicher Weise wie bei den Pulmonaten ist bei gewissen auf dem Lande lebenden Prosobranchiern (Cyclostoma, Cyclophorus etc.) die Athemhöhle zu einer Lungenhöhle, ihre Decke durch Bildung eines respiratorischen Gefässnetzes zu einer Lungendecke geworden. Aber es kommt hier nicht zu einer Verwachsung des Mantelrandes mit dem Integument des Nackens. Cyclostoma hat noch ein Rudiment der Prosobranchierkieme, Cyclophorus hat auch dieses verloren. Die amphibischen Ampullarien besitzen zugleich eine Kieme und einen Lungensack, und sie können nach Belieben Luft oder Wasser athmen.

VII. Die Hypobranchialdrüse.

(Schleimdrüse der Prosobranchier, Epithelschild der Pteropoden etc., Analdrüse etc.)

ist bei den Mollusken ein weit verbreitetes Mantelorgan, welches überall in der Nähe des Ctenidiums, an dessen Basis oder zwischen ihm und dem Rectum, vorkommt. Man vergleiche bezüglich ihrer Lage und Verbreitung den Abschnitt V.

Im Einzelnen ist die Drüse von sehr wechselnder Gestalt, sie ist aber nie eine vielzellige folliculäre oder tubulöse Drüse mit Ausführungsgang, sondern sie stellt ursprünglich nur eine geringere oder grössere Strecke des Epithels der Mantelhöhle (gewöhnlich an der Innenfläche des Mantels) dar, in welcher besonders zahlreiche epitheliale Drüsenzellen vorkommen. In diesem Zustande ist sie von der Umgebung wenig scharf abgegrenzt. Sie kann sich aber schärfer localisiren, eine bestimmte Gestalt annehmen, und dann kann sich das Drüsenepithel behufs Vergrösserung der secernirenden Oberfläche in Falten legen, die bald dichter, bald weniger dicht gedrängt in die Mantelhöhle vorragen. Die Drüse sondert eine oft sehr reichliche Masse von Schleim ab. Die Purpurdrüse gewisser Prosobranchier (Purpura, Murex, Mitra) ist eine Hypobranchialdrüse, deren unmittelbar nach der Entleerung farbloses oder schwach gefärbtes Schleimsecret unter dem Einfluss des Lichtes violett oder roth wird. Bei Purpura zerfällt die Hypobranchialdrüse in 2 Theile von etwas verschiedener Structur.

VIII. Der Kopf.

Wenn man unter Kopf einen vorderen, vom Rumpfe mehr oder weniger deutlich abgesetzten Körpertheil versteht, welcher den Mund und specifische Sinnesorgane trägt, so besitzen unter den Mollusken die Lamellibranchier keinen Kopf. Sie sind deshalb auch als Acephala den übrigen kopftragenden Mollusken gegenübergestellt worden. Das Fehlen eines Kopfes bei den Lamellibranchiern darf nicht als ein primärer Zustand betrachtet werden, sondern ist auf Rechnung ihrer im Allgemeinen limicolen Lebensweise, ganz besonders aber auf Rechnung der starken und eigenthümlichen Entfaltung des Mantels und der Schale zu setzen, welche das von ihnen eingeschlossene vordere Körperende mit dem Munde der directen Beziehung mit der Aussenwelt entrücken und specifische Sinnesorgane an dieser Stelle unnütz machen. Bei solchen Mollusken, die ihre Nahrung aufsuchen und direct erfassen und zerkleinern, leistet ein vorragender Kopf als Träger von Sinnesorganen aussen und einer Mundbewaffnung innen gute Dienste. Die Muscheln aber sind auf kleine, in die Mantelhöhle hineingestrudelte Nahrungspartikelchen, die durch Flimmerbewegung dem Munde zugeführt werden, angewiesen, so dass eine Mundbewaffnung unnütz ist.

Bei den Cephalopoden verstärkt sich der Kopf durch Incorporation des zum Erfassen der Beute zweckdienlich umgestalteten Fusses (Armkranzes) zum Kopffuss, an welchem jederseits vorn das grosse, hoch entwickelte Auge liegt. Der Kopffuss ist durch den Nacken vom Rumpfe (Eingeweidesack) mehr oder weniger deutlich abgesetzt.

Alle Gasteropoden mit sehr wenigen Ausnahmen besitzen einen Kopf, der vorn und unten die Mundöffnung, oben Tentakeln und Augen,

und häufig asymmetrisch auf der einen (meist rechten Seite) eine Geschlechtsöffnung oder ein Begattungsorgan trägt. Dieser Kopf ist ventral von dem hinter ihm liegenden Fusse durch eine Furche deutlich abgesetzt, während er dorsal allmählich, ohne scharfe Grenze in den Nacken übergeht.

Der Kopf der Gasteropoden erheischt eine nähere Besprechung.

A) Prosobranchiata.

Der Kopf trägt überall Tentakel, welche solide, nicht einstülpbare, sondern einfach contractile Fortsätze der Kopfwand darstellen. Wir dürfen annehmen, dass ursprünglich 2 Paar Tentakel vorhanden sind, ein vorderes und ein hinteres. Das hintere trägt als Augenträger oder Ommatophor an der Spitze die Augen. Die meisten Diotocardier besitzen vordere Tast- und hintere und äussere Augententakel.

Die Kopftentakel werden immer vom Cerebralganglion aus innervirt und unterscheiden sich dadurch scharf von tentakelähnlichen Fortsätzen, die neben den Tentakeln am Kopfe oder Nacken vorkommen können, aber dem Epipodium angehören und vom Pedal- resp. Pleuralganglion aus innervirt werden.

Bei den Docoglossa und den meisten Monotocardiern erheben sich die Augententakel nicht gesondert am Kopfe, sondern sie scheinen mit den Tasttentakeln in grösserer oder geringerer Ausdehnung verschmolzen zu sein. Zum Ausgangspunkt können wir Verhältnisse nehmen, wie sie bei Dolium, Strombus, Rostellaria existiren. Tasttentakel und Augententakel sind hier an der Basis eine Strecke weit verschmolzen, weichen dann aber mit ihren längeren oder kürzeren Enden frei auseinander (Fig. 478 B).

Fig. 478. Verhältniss der Tast- und Augententakel bei den Prosobranchiern. Erläuterung im Text.

Wären die beiden Tentakel jederseits gleich lang und ihrer ganzen Länge nach verschmolzen, so würde jederseits nur ein Tentakel entstehen, welcher an der Spitze das Auge tragen würde (Terebra) (C). Wenn aber der mit dem Tasttentakel verschmelzende Augententakel kürzer ist als dieser, so können wir das Auge an irgend einer Stelle zwischen der Spitze und der Basis des ersteren auf einem Absatze desselben antreffen (D und E), welcher der Spitze des verschmolzenen Augententakels entspricht. Das Auge kann schliesslich auch ganz sitzend werden, d. h. neben der Basis des Tasttentakels im Kopfintegument liegen (F).

Was nun den vor den Tentakeln befindlichen, den Mund tragenden Kopftheil, die Schnauze, anbetrifft, so zeigt derselbe bei den Prosobranchiern eine sehr verschiedene Ausbildung.

1) Die Schnauze ist kurz, abgestutzt bei den Diotocardiern und bei zahlreichen, vorwiegend pflanzenfressenden Taenioglossen.

2) Die Schnauze ist rüsselförmig verlängert (Rostrum), aber dabei nur contractil, nicht einstülpbar (Capulidae, Strombidae, Ctenopidae, Calyptraeidae), oder von der Spitze an einstülpbar (Cypraeidae, Lamellaridae, Naticidae, Scalaridae, Solaridae).

3) Die Schnauze ist zu einem langen Rüssel (Proboscis) umgewandelt, an dessen vorderem Ende der Mund liegt. Dieser Rüssel ist so

einstülpbar, dass die eingestülpte Basis desselben als Rüsselscheide den nicht eingestülpten vorderen Theil des Rüssels enthält. Hieher gehören fast ausschliesslich räuberische Schnecken (die Tritonidae, Doliidae und Cassididae, von den Taenioglossa die Rachiglossa und eine Anzahl Toxiglossa).

Die meisten Monotocardier besitzen im männlichen Geschlechte auf der rechten (selten linken) Seite des Kopfes oder des Nackens, unweit des rechten Tentakels einen verschieden gestalteten, nicht einstülpbaren Penis, der aber in den meisten Fällen morphologisch dem Fusse angehört (vom Pedalganglion aus innervirt wird), seltener einen Kopfanhang darstellt (und dann vom Cerebralganglion aus innervirt wird) (Fig. 454, p. 645).

Der Kopf der Heteropoden trägt zwei (selten rudimentäre: Pterotrachea, Firoloidea) Tentakel. Die Augen sind sitzend oder liegen auf kleinen Höckern neben der Tentakelbasis, an ihrer Aussen- und Hinterseite. Der Kopf verlängert sich vor den Tentakeln zu einer ansehnlichen, rüsselförmigen, nicht einstülpbaren Schnauze.

B) Opisthobranchiata.

In dieser Abtheilung der Gasteropoden zeigt der Kopf ausserordentlich verschiedenartige Formverhältnisse, die hier nicht im Einzelnen besprochen werden können. Er trägt gewöhnlich zwei Paar Tentakel, von denen die hinteren, als Rhinophoren bezeichneten, vielleicht im Dienste der Geruchswahrnehmung stehen. Die Oberfläche dieser letzteren erscheint oft durch Bildung von Ringfalten u. s. w. vergrössert, und sie erheben sich oft auf dem Grunde von Gruben, in die sie zurückgezogen werden können. Der Kopf verlängert sich nur äusserst selten zu einem Rüssel oder einer rüsselartigen Schnauze. Die Augen sind sitzend.

Unter den Tectibranchien sind die Cephalaspidea durch eigenthümliche Verhältnisse des Kopfes ausgezeichnet. Der Kopf trägt nämlich auf der Rückenseite eine flache, fleischige Scheibe, die Kopf- oder Fühlerscheibe (Fig. 398, p. 570), die man als aus der Verschmelzung der Fühler hervorgegangen betrachtet und die in ihrer Gestalt vielfach an das Propodium der Naticidae oder Olividae unter den Prosobranchiern erinnert. Die Kopfscheibe trägt auf der Rückenseite die sitzenden Augen und schiebt sich mit ihrem bisweilen in zwei seitliche tentakelförmige Zipfel auslaufenden Hinterlappen hie und da über den Vordertheil der Schale hinüber. Im Einzelnen ist auch diese Kopfscheibe sehr verschiedenartig gestaltet.

Unter den Nudibranchiern wollen wir aus der Fülle verschiedenartiger Formen nur zwei Extreme herausgreifen: Tethys und Phyllirrhoë.

Bei Tethys bildet der Kopf eine grosse, annähernd halbmondförmige, flach ausgebreitete Scheibe mit gefranstem Rande, die auf der Oberseite die zwei conischen, in weite Scheiden zurückziehbaren Rhinophoren trägt.

Bei Phyllirrhoë (Fig. 403, p. 579) setzt sich der Kopf in eine kurze, rüsselförmige Schnauze fort. Er trägt nur zwei sehr lange, gebogene Fühler, deren Basis von einer Hautfalte umgeben ist und die als Rhinophoren betrachtet werden.

Pteropoda gymnosomata. Der Kopf ist gesondert und trägt 2 Paar Tentakel, nämlich ein Paar Lippen- und ein Paar Nackententakel. Das erstere entspricht den vorderen, das letztere den hinteren

Tentakeln oder Rhinophoren der Tectibranchia, speciell der Aplysiidae. Die Nackententakel sind im Allgemeinen klein oder rudimentär, an ihrer Basis liegt ein Augenrudiment.

Fast alle Gymnosomen besitzen als exquisit räuberische Schnecken eine von der Spitze vollständig einstülpbare, rüsselförmige Schnauze, die an ihrer Basis (im ausgestülpten Zustande) Buccalanhänge trägt, welche vom Cerebralganglion aus innervirt werden. Es herrschen bestimmte compensatorische Beziehungen zwischen der rüsselförmigen Schnauze und den Buccalanhängen.

1) Der Rüssel ist ausserordentlich lang, Buccalanhänge fehlen (Clionopsis).

2) Der Rüssel ist mässig lang und trägt an der Basis Saugnäpfe oder ein Paar lange, mit Saugnäpfen besetzte Anhänge (Pneumodermidae) (Fig. 459, p. 652).

3) Der Rüssel ist kurz. Vordere Tentakel lang. An der Basis des (ausgestülpten) Rüssels 3 Paar conische Fortsätze (Kopfkegel) mit besonderen Nervenendigungen und Drüsen, deren klebriges Secret die Beute befestigt (Clionidae).

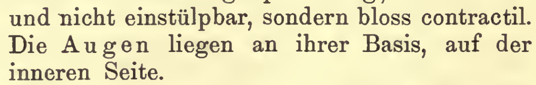
4) Der Rüssel fehlt. Jederseits vom Munde ein langer, dehnbarer Buccalanhang, der an seiner Basis den Lippententakel trägt.

Pteropoda thecosomata. Kopf meist undeutlich gesondert, ohne einstülpbare Schnauze; nur ein Paar Tentakel, die den Rhinophoren entsprechen und bisweilen an ihrer Basis in Scheiden stecken. Der linke Tentakel kann rudimentär werden. Bei den Thecosomata liegt das männliche Begattungsorgan auf der Oberseite des Kopfes in der Nähe der Tentakel.

C) Pulmonata.

Der Kopf der Pulmonaten ist ventralwärts vom Fusse abgesetzt, geht aber dorsalwärts und seitlich ohne Grenze in den Nacken über. Er trägt 2 oder 4 Tentakel. Die Stylommatophoren (Landpulmonaten) haben 4 Tentakel (Fig. 479), ein vorderes und ein hinteres Paar. Das hintere, gewöhnlich längere trägt an der Spitze die Augen. Die Tentakel sind hohle Röhren, deren mit Blut erfüllter Hohlraum mit den Bluträumen des Kopfes communicirt. Sie sind von der Spitze an vollständig in den Kopf zurückstülpbar, indem besondere Muskeln als Retractoren wirken, die aus dem Kopf in die Tentakelhöhle eintreten und in dieser bis an die Spitze der ausgestülpten Tentakel verlaufen.

Die Basommatophoren (Wasserpulmonaten) haben nur ein Tentakelpaar. Die Tentakel sind meist dreieckig-zipfelförmig, nicht hohl und nicht einstülpbar, sondern bloss contractil. Die Augen liegen an ihrer Basis, auf der inneren Seite.



Bei gewissen Pulmonaten (Glandina, Zonites, Oncidium) kann sich die Oberlippe jederseits in einen Lappen, den sogenannten Lippentaster ausziehen. Dieser Lippentaster ist z. B. bei Glandina sehr beweglich und der Sitz eines sehr feinen Tastgefühls.

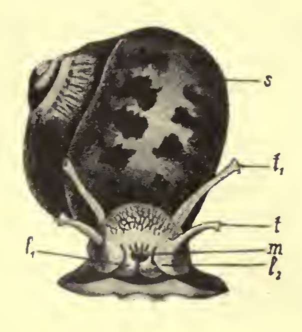


Fig. 479. Kriechende Helix, von vorn, mit ausgestreckten Fühlern, nach Howes. *s* Schale, t_1 Augententakel, *t* vordere Tentakel, *m* Mund, l_1, l_2 Lippen.

Rechtsseitig, hinter dem rechten Tentakel, liegt die gemeinsame Geschlechtsöffnung oder, wenn männliche und weibliche Oeffnungen getrennt sind, die männliche Geschlechtsöffnung.

Scaphopoda (Fig. 483, p. 687).

Vor und über dem Fusse ragt vom Rumpfe eine ei- oder tonnenförmige, nicht einstülpbare Schnauze nach vorn und unten in die Mantelhöhle vor. An ihrem Ende liegt der Mund, umgeben von einem Kranze am Rande gezackter, eichblattförmiger Mundlappen, 4 jederseits.

An der Grenze zwischen der Basis des Fusses und der Basis dieser Schnauze, rechts und links vom Cerebralganglion, hebt sich jederseits vom Körper ein schildförmiger Lappen ab, der in der Mitte seiner Innenseite durch einen kurzen, schmalen Stiel der Körperwandung aufsitzt und auch an seinem unteren Rande mit ihr verwachsen ist. Auf diesem Schilde erheben sich zahlreiche faden- oder wurmförmige, drüsige, äusserst bewegliche Tentakel, die weit aus der unteren Mantelöffnung vorgestreckt werden können.

Das Ende der Tentakel ist löffelförmig angeschwollen und kann sich wie ein Saugnapf an fremde Gegenstände anlegen. Auf der concaven Seite trägt die Anschwellung lange Wimperhaare, und dieses Wimperkleid zieht sich auch als ein Wimperstreifen den Tentakeln entlang bis an ihre Basis hin. Ausser den ausgebildeten Tentakeln finden sich solche auf allen Stadien der Entwickelung. Diese erheben sich hauptsächlich auf der Innenfläche des Tentakelschildes. Die Tentakel fallen leicht ab oder werden bei schädigenden äusseren Einflüssen abgestossen und wieder regenerirt. Sie dienen wohl in erster Linie als Tastorgane und als Organe zum Ergreifen von Nahrungspartikelchen (Foraminiferen u. a.). Ausserdem mag die durch sie bedingte Oberflächenvergrösserung bei dem Mangel localisirter Kiemen der Athmung zu Gute kommen. Die Tentakel werden durch den Stiel des Tentakelschildes hindurch von den Cerebralganglien aus innervirt.

Cephalopoda.

Bei Nautilus findet sich jederseits ein Tentakel über und ein Tentakel unter dem Auge. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese Tentakel den zwei Tentakelpaaren der Gasteropoden entsprechen.

IX. Die Mundlappen der Lamellibranchier.

Die Mundöffnung der Lamellibranchier setzt sich rechts und links in eine Rinne fort, welche an der Oberfläche des Rumpfes nach hinten verläuft bis an das vordere Ende der Kiemenbasis oder bis in die Nähe desselben. Diese Rinne wird begrenzt durch zwei vorspringende Leisten, eine obere und eine untere. Die beiden oberen Leisten bilden da, wo sie von den Seiten her am Munde ineinander übergehen, eine Art Ober-, die zwei unteren eine Art Unterlippe. Die von den Leisten begrenzte Rinne dient dazu, die Nahrungspartikelchen, welche an den Kiemen durch Flimmerbewegung herbeigespült worden sind, dem Munde zuzuführen.

Die Rinne ist natürlich um so länger, je weiter das Vorderende der Kiemen vom Munde entfernt ist, um so kürzer, je geringer dieser Abstand ist.

Nun verlängern sich die beiden Leisten, welche die Rinne zwischen sich fassen, bei den Muscheln in ihrem hinteren Theile zu dünnen Blättern, welche in die Mantelhöhle hineinhängen. Diese Blätter, zwischen denen die Rinne zu einer engen und tiefen Spalte wird, sind die Mundlappen oder Mundsegel der Lamellibranchier. Sie haben im Allgemeinen eine dreieckige Gestalt, wobei die eine Seite des Dreiecks die Basis darstellt, mit welcher der Mundlappen dem Rumpfe aufsitzt.

Wo die Kiemen weit hinter der Mundöffnung liegen, ist diese Basis lang, wo sie nahe hinter dem Munde ihren Anfang nehmen, ist diese Basis kurz und jeder Mundlappen hat dann meist die Gestalt eines langen, freien Zipfels. Die zwei an ihrer Oberfläche bewimperten Mundlappen jeder Seite sind an ihrer einander zugekehrten, d. h. den Spalt zwischen sich fassenden Oberfläche senkrecht zur Basis gestreift. Diese Streifung ist der Ausdruck von nebeneinander liegenden leistenförmigen Erhebungen und verleiht den Mundlappen häufig eine oberflächliche Aehnlichkeit mit den Kiemen. Die Mundlappen werden von Blutlacunen durchzogen, und es ist wahrscheinlich, dass sie neben ihrer Hauptfunction als Zuleitungsorgan der Nahrung zum Munde auch eine Rolle bei der Athmung spielen.

Indem bei gewissen Formen am Munde der freie Rand der Oberlippe sich über den freien Rand der Unterlippe überschlägt (Ostrea, Tridacna), oder die beiden Ränder sich direct aneinanderlegen und durch Fortsätze, Falten ineinander greifen (Pecten, Spondylus), kann eine vor dem Munde liegende geschlossene Höhle entstehen, in welche von rechts und links her der offene Theil der Rinne die Nahrungspartikelchen hineinführt. Der freie Rand der Oberlippe kann sogar (Lima) mit dem freien Rand der Unterlippe verwachsen.

Nucula (Fig. 405, p. 581), bei der das Ctenidium weit hinten liegt und eine kleine Oberfläche darbietet, mag als Beispiel für sehr stark entwickelte (früher für die Kiemen gehaltene) Mundlappen gelten. Ihre Basis erstreckt sich fast in der ganzen Länge der Fussbasis, und sie verlängert sich hinten noch in einen rinnenförmig ausgehöhlten freien Anhang, welcher aus der Schale vorgestreckt werden kann und wahrscheinlich bei der Zufuhr der Nahrung betheiligt ist.

X. Der Fuss und seine Drüsen.

Die Bauchseite des Molluskenkörpers ist charakterisirt durch die starke Entwickelung der zur kriechenden Locomotion dienenden Musculatur, durch welche ein fleischiges, vom übrigen Körper, besonders auch vom Kopf deutlich abgesetztes, mit einer flachen Kriechsohle ausgestattetes Organ, der Fuss, zur Ausbildung gelangt. Diese starke ventrale Musculatur ist aufzufassen als ein Rest eines bei den Stammformen vorhandenen Hautmuskelschlauches, der sich, in Anpassung an die kriechende Lebensweise, auf der Bauchfläche stärker entwickelt hatte, während er auf dem Rücken, durch die Ausbildung einer harten Schale functionslos und nutzlos geworden, sich rückbildete.

Die Form des Fusses mit flacher Kriechsohle, der Sohlenfuss, kann als die ursprüngliche betrachtet werden. Wir finden den Sohlenfuss bei den Chitoniden unter den Amphineuren, bei den meisten Gasteropoden und bei gewissen Lamellibranchiern, besonders den Protobranchiern, die man auch aus anderen guten Gründen für die ursprünglichsten Formen der Klasse halten muss.

Die Musculatur des Fusses und aller Theile, die sich an und aus ihm differenziren können, wird von den Fuss- oder Pedalganglien oder Fusssträngen aus innervirt.

Der Fuss kann seine Gestalt in Anpassung an verschiedenartige Lebens- und Bewegungsweisen des Thieres stark modificiren, so stark sogar, dass er keine Aehnlichkeit mehr mit dem ursprünglichen Organ darbietet. Er kann durch Einschnitte oder durch Lappen- oder Faltenbildungen in verschiedene Abschnitte zerfallen, von denen folgende die wichtigsten sind:

1) von vorn nach hinten ein vorn vom übrigen Fuss sich absetzender Theil, der Vorderfuss (Propodium), ein hinterer, selten scharf abgesetzter Theil, der Hinterfuss (Metapodium), welcher den Deckel trägt, wo ein solcher vorkommt;

2) von unten nach oben folgende Theile, die Parapodien, lappenartige Verbreiterungen des Randes der ventralen Kriechsohle;

3) das Epipodium, eine vorspringende Leiste oder Falte rings um die Basis, d. h. um den oberen Theil des Fusses herum. An dieser Leiste kommt es häufig zur Bildung von tentakelartigen Fortsätzen.

Wir wollen nun den Fuss in seinen verschiedenen Erscheinungsformen durch die verschiedenen Abtheilungen hindurch verfolgen und bei dieser Gelegenheit auch die Drüsen des Fusses, die Schleimdrüsen und Byssusdrüsen, besprechen.

A) Amphineura.

Das früher, Abschnitt II, p. 595 u. 596 Gesagte genügt. Es kommt weder zu einer Gliederung des Fusses in longitudinaler Richtung noch zur Ausbildung von Para- oder Epipodien.

B) Gasteropoda.

a) Prosobranchiata.

Mit seltenen Ausnahmen, die besonders besprochen werden sollen, besitzt der gewöhnlich gut ausgebildete Fuss eine flache einheitliche Kriechsohle.

Der vordere Theil des Fusses setzt sich in einzelnen Fällen als Propodium scharf vom übrigen Fuss ab. Es ist dies vornehmlich bei einigen Monotocardiern der Fall (Olividae, Harpidae, gewisse Pirula-Arten, Strombidae (Strombus, Pterocera, Terebellum [Fig. 390]), Xenophoridae [Fig. 389, p. 571], Naricidae, Naticidae).

Greifen wir einige Fälle heraus. Sehr schön ist das vom übrigen Fuss durch eine Querfurche getrennte Propodium als eine halbmondförmige Scheibe bei Oliva entwickelt.

Sehr deutlich ist auch am grossen Fusse von Natica (Fig. 480) die Abtrennung eines Vorderfusses ausgeprägt. Der Vorderfuss besitzt einen Lappen, welcher von vorn her sich auf die Schale zurückschlägt und dabei den Kopf bedeckt. Das Propodium bildet bald auf der linken Seite eine Art Sipho, bald zeigt der auf die Schale zurückgeschlagene Lappen eine Ausbuchtung. Beide Einrichtungen dienen wohl zur Zuleitung des Athemwassers zur Kiemenhöhle. Auch der im geschwellten Zustande weit ausgebreitete Hinterfuss trägt auf seiner Rückseite einen nach vorn auf die Schale umgeschlagenen Schalenlappen, der auf der der Schale zugekehrten Seite das Operculum trägt.

Bei den meisten Prosobranchiern trägt der Hinterfuss auf seiner

Rückenseite ein horniges oder kalkiges Operculum, das zum Verschluss der Schale dient.

Epipodium. Ein solches kommt den Diotocardiern ganz allgemein zu. Am stärksten ist es entwickelt bei Haliotis (Fig. 487), wo es als eine ansehnliche Hautfalte die Fussbasis rings umzieht. Die Hautfalte, treffend als Krause bezeichnet, zeigt gefranste oder fingerförmig zerschlitzte Anhänge neben langen, contractilen, tentakelartigen Fortsätzen. Die Tentakel sind hier, wie die entsprechenden Epipodialtentakel anderer Prosobranchier, Tastorgane und können an ihrer Basis

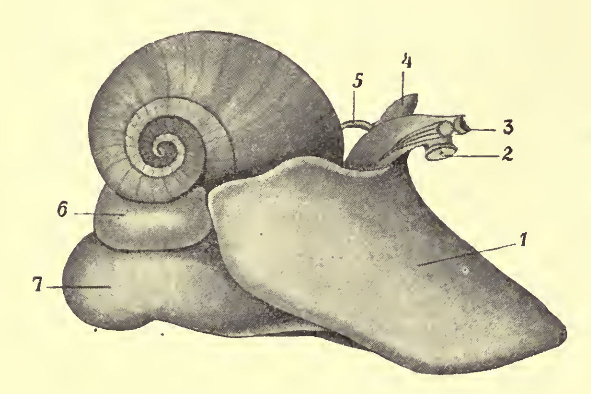


Fig. 480. **Natica josephina**, mit ausgestrecktem Rüssel, von der rechten Seite, nach SCHIEMENZ. 1 Vorderfuss, 2 saugnapfähnlicher, zum Bohren dienender Anhang (mit Bohrdrüse) des Rüssels 3, 4 Sipho (hier vom Fusse gebildet), 5 Tentakel, 6 Schalenlappen des Hinterfusses, welcher gewöhnlich einen grossen Theil der Schale von hinten bedeckt und an seiner Innenseite den Deckel trägt, 7 Hinterfuss.

mit sogenannten Seitenorganen versehen sein. Bei den Fissurelliden (Fig. 467, p. 662) wird diese Krause ersetzt durch eine Reihe zahlreicher Tentakel oder Papillen, welche jederseits sich auf dem Grunde der Furche zwischen Fusswurzel und Eingeweidesack erheben. Auch bei den übrigen Diotocardiern ist das Epipodium gut ausgebildet als ein einfacher oder gefranster Hautsaum, welcher meist kürzere oder längere Tentakel in geringerer Zahl (am häufigsten 4 jederseits) trägt (Fig. 387, p. 570). An der Basis eines jeden Tentakels findet sich ein Seitenorgan. Bei Eumargerita und Scissurella sollen Augen an der Basis der Epipodialtentakel vorkommen.

Das Epipodium fehlt im Allgemeinen bei den Docoglossa, doch existirt bei der Gattung Helcion ein mit Papillen besetztes, bei den Gattungen Patinella und Nacella ein gefranstes Epipodium, welches der Lage nach ganz mit demjenigen der übrigen Diotocardier übereinstimmt.

Unter den Monotocardiern tritt ein wohl entwickeltes Epipodium selten auf. Doch zeigt Ianthina einen typischen Epipodialsaum, und das Epipodium der Litiopidae und mancher Rissoidae besitzt sogar jederseits mehrere (1—5) Tentakel. Bei zahlreichen anderen Monotocardiern haben sich ferner entweder vordere oder hintere Theile des Epipodiums erhalten.

a) Vordere Epipodialreste, z. B. bei Vermetus 2 vordere Fusstentakel, bei Paludina und Ampullaria die beiden Nackenlappen (nicht zu verwechseln mit den Kopftentakeln), von denen bei Paludina der rechte, bei Ampullaria der linke durch Bildung einer Längsrinne zu einer Art Sipho wird.

Calyptraea besitzt jederseits unter dem Nacken eine halbkreisförmige Epipodialfalte.

b) Hintere Epipodialreste. Lacuna hat jederseits hinten über dem Fusse eine Epipodialfalte mit einem Fortsatz. Narica jederseits über dem Metapodium einen flügelförmigen Epipodiallappen.

c) Mittlere und hintere Epipodialreste. Choristes hat jederseits in der Mitte eine Papille und hinten unter dem Operculum jederseits einen Tentakel.

Das Epipodium wird immer von den Pedalsträngen oder den diesen gleichwerthigen Pedalganglien oder von den sich von diesen sondernden Pleuralganglien aus innervirt.

Eine eigenthümliche Umwandlung erleidet der Fuss von Hipponyx, einer Monotocardiergattung mit conischer Schale. Die Thiere sitzen Felsen oder Molluskenschalen, die sie aushöhlen, fest auf, entweder direct oder vermittelst eines wahrscheinlich dem Operculum entsprechenden Schalenstückes. Die Sohle des Fusses hat in der Mitte die Muskelschicht verloren, und ihr Rand ist mit dem Mantelrand verwachsen mit Ausnahme von vorn, wo der Kopf hervortritt. Auf der Unterseite des Fusses bedingt der von der Schale heruntersteigende Spindelmuskel einen hufeisenförmigen, die centrale, muskellose Partie umfassenden Muskelbezirk.

Ohne im Einzelnen auf die Art der Locomotion der Prosobranchier einzugehen, sei hier nur erwähnt, dass die meisten auf der flachen Sohle kriechen, oder sich mit ihr festheften.

Fuss der Heteropoden. Die Heteropoden sind pelagische Prosobranchier und zwar Monotocardier, welche die kriechende Lebensweise mit der schwimmenden vertauscht haben. Ihr Fuss ist dieser neuen Bewegungsweise in charakteristischer Art angepasst. Das Propodium ist nämlich zu einer schmalen, senkrecht stehenden Ruderflosse (Kielfuss) umgewandelt, welche in der Schwimmstellung der Thiere — Bauch nach oben, Rücken nach unten — nach oben gekehrt ist.

Wir können innerhalb der Heteropoden fast Schritt für Schritt die Ausbildung des Kielfusses verfolgen, wenn wir von Oxygyrus ausgehen und durch Atlanta und Carinaria bis zu Pterotrachea gelangen. Diese Reihe ist die nämliche, in welcher der typische, noch bei Oxygyrus und Atlanta bestehende Prosobranchierhabitus sich auch nach einer anderen Richtung hin (Schale, Eingeweidesack, Mantel, Kieme) allmählich verwischt.

Oxygyrus (Fig. 481 A) hat noch ganz Prosobranchiercharakter. Der Fuss besteht: 1) aus einem Propodium, das auf der Unterseite die vertiefte Kriechsohle besitzt, vorn aber einen flossenartigen Auswuchs zeigt, der als Ruderorgan beim Schwimmen gebraucht wird, und 2) einem deutlich gesonderten, schwanzartig nach hinten gerichteten deckeltragenden Metapodium. Diese Verhältnisse lassen sich leicht auf diejenigen gewisser Prosobranchier mit gesondertem Pro- und Metapodium, etwa der springenden Strombiden zurückführen. Die Kriechsohle von Oxygyrus wird, obschon das Thier auf derselben kriechen kann, schon als Saugnapf bezeichnet.

Bei Atlanta (B) finden wir ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Oxygyrus, nur ist jetzt der flossenartige, bedeutend vergrösserte Auswuchs des Propodiums der ansehnlichste Theil desselben geworden, dem gegenüber die verkleinerte Fusssohle, der Saugnapf, nur als ein Anhang erscheint.

Bei Carinaria (C) haben sich die Fussverhältnisse mit dem Gesammthabitus des Thieres stark verändert. Das hier deckellose Meta-

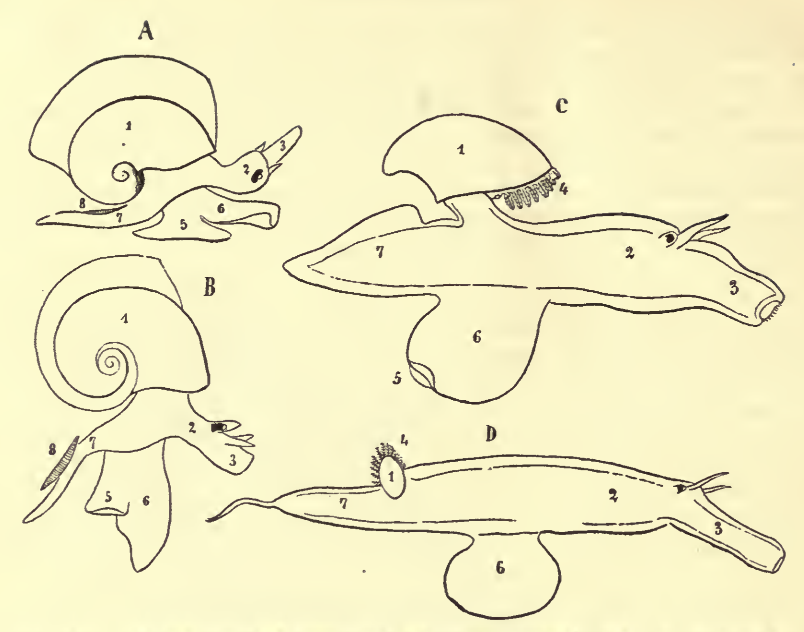


Fig. 481. **Vergleichende Morphologie des Heteropodenkörpers.** ***A*** **Oxygyrus.** ***B*** **Atlanta.** ***C*** **Carinaria.** ***D*** **Pterotrachea** ♀. Mit Benutzung von Figuren von SOULEYET. 1 Eingeweidesack, Schale, 2 Kopf mit Augen und Tentakeln und rüsselartig verlängerter Schnauze 3, 4 Kiemen, 5 Fuss mit Sohle, bei *B* und *C* zum „Saugnapf" reducirt, bei *D* fehlend, 6 Flossenanhang des Fusses, 7 Hinterfuss mit Deckel 8.

podium erscheint nur als die hintere, schwanzartige Verlängerung des Rumpfes, mit dem es in einer Flucht liegt. Die Flosse hat sich stark verbreitert und vergrössert, und der Saugnapf erscheint an ihrem freien Rand entlang nach hinten verschoben.

Bei den Pterotracheen (D) schliesslich ist der Saugnapf (die ursprüngliche Fusssohle) noch kleiner geworden und überdies nur beim Männchen vorhanden.

Die Heteropoden sollen sich gelegentlich mit dem Saugnapf an fremde Gegenstände anheften können.

b) Pulmonata.

Der Fuss der Pulmonaten ist fast überall einheitlich und mit grosser flacher Kriechsohle versehen. Nur bei einigen Auriculiden (Melampus, Leuconia, Blauneria, Pedipes) ist er durch eine vorübergehende oder bleibende Querfurche in einen vorderen und hinteren Abschnitt getheilt.

c) Opisthobranchiata.

Bei fast allen Opisthobranchiern ist eine flache Kriechsohle des Fusses wohl entwickelt. Der Fuss zeigt keine Gliederung in longitudinaler Richtung und trägt mit seltenen Ausnahmen (z. B. Actaeon) im erwachsenen Zustande keinen Deckel.

Ein Epipodium fehlt.

Dagegen sind Parapodien, d. h. seitliche lappen- oder faltenförmige Verbreiterungen der Kanten oder Ränder der Kriechsohle bei manchen Opisthobranchiern sehr entwickelt. Wir citiren die Elysiadae

unter den Ascoglossen und sehr zahlreiche Tectibranchier, so die Scaphandridae, Bullidae, Aplustridae, Gastropteridae (Fig. 398), Philinidae, Doridiidae, Aplysiidae (Fig. 458), Oxynoeidae. Die Parapodien sind häufig nach oben zurückgeschlagen, wo sich ihre Ränder über der Schale berühren können, so dass letztere vollständig von den Parapodialfalten überdacht wird. Da bei zahlreichen mit Parapodien ausgestatteten Formen (Gastropteridae, Philinidae, Doridiidae, Aplysiidae) sich auch der Mantel auf die Aussenseite der Schale, sie ganz oder theilweise bedeckend, zurückschlägt, so ist bei diesen Formen die Schale gewissermassen eine doppelt innere, indem sie zunächst vom Mantel und dann weiter aussen noch von den Parapodien bedeckt wird (Fig. 482).

Die Parapodien können hinten mit ihrem freien, nach oben gerichteten Rande miteinander verschmelzen (Aplysiidae, Oxynoë). Bei Lobiger ist jedes Parapodium quer gespalten, so dass es jederseits zwei lange, flügelförmige Fortsätze bildet. Mehrere Opisthobranchier (Aplysiidae, Oxynoeïdae, Gastropteridae) vermögen durch Schwingungen ihrer Parapodien sich schwimmend fortzubewegen.

Phyllirhoë ist eine Nudibranchiate, die in der Weise der pelagischen, schwimmenden Lebensweise angepasst erscheint, dass ihr Körper seitlich comprimirt ist und so ein schmales, längliches Blatt mit scharfer dorsaler und ventraler Kante darstellt, das sich undulirend im Wasser bewegt (Fig. 403). Der Fuss ist verschwunden.

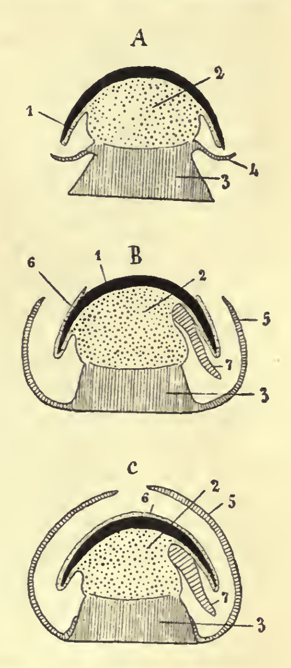


Fig. 482. **Schematische Querschnitte durch Gasteropoden,** zur Demonstration der Verhältnisse von **Schale** (schwarz 1), **Eingeweidesack** und **Mantel** (punktirt 2), **Fuss** (schraffirt 3). ***A*** **Prosobranchiat** mit äusserer Schale und Epipodium (4). ***B*** **Tectibranchiat** mit auf die Aussenfläche der Schale zurückgeschlagenem Schalenlappen (6) des Mantels. Die Schale dorsalwärts noch frei, unbedeckt. 5 Parapodien, 7 Ctenidium. ***C*** **Tectibranchiat** mit innerer Schale, d. h. der Schalenlappen des Mantels hat die Schale aussen ganz überwachsen.

Der Fuss der Pteropoden. Wie die Heteropoden Prosobranchier sind, welche sich an die freischwimmende, pelagische Lebensweise angepasst haben, so sind die Pteropoden Opisthobranchier aus der Abtheilung der Tectibranchier, welche pelagische Thiere mit schwimmender Bewegungsweise geworden sind.

Ist bei den Heteropoden das Propodium zu einer medio-ventralen, senkrechten Ruderflosse umgewandelt, so werden die paarigen Parapodien der Tectibranchier, die schon bei diesen zum Schwimmen dienen können, zu den Schwimmorganen, den paarigen Flossen oder Flügeln der Pteropoden (Fig. 400, 401, 469).

Bei den Thecosomata (Fig. 469), die wir von Cephalaspiden (Bulloiden) ableiten müssen, deren Parapodien rechts und links in der directen Fortsetzung der Kriechfläche des Fusses liegen, ist der Fuss auf das vordere Ende des Körpers beschränkt und besteht aus drei Theilen, einem

medianen unpaaren, dem Mittelfuss, und zwei seitlichen, den Parapodien oder Flossen. Der Mittelfuss ist klein und auf der Bauchseite, die der Sohle der Cephalaspiden entspricht, aber nicht mehr als Kriechfläche dienen kann, stark bewimpert. Die Wimperbewegung ist nach vorn, gegen die vorn am Fusse gelegene Mundöffnung gerichtet und dient offenbar dazu, kleine Nahrungspartikelchen, winzig kleine Meeresthierchen dem Munde zuzuführen. Auf der Rückenseite des nach hinten frei abstehenden Mittelfusses tragen die Limaciniden einen zarten, durchsichtigen, oft hinfälligen Deckel. Mit Hinblick auf die Ableitung der Thecosomata von Cephalaspidea, denen, wie überhaupt den Opisthobranchiern im erwachsenen Zustande, im Allgemeinen ein Deckel fehlt, muss hervorgehoben werden, dass die auch sonst in mancher Beziehung ursprüngliche Cephalaspidengattung Actaeon ein Operculum besitzt. Die Parapodien sind gross, flossen- oder flügelförmig, inseriren jederseits vorn am mittleren Fusstheile und gehen überdies noch vor und über dem Munde ineinander über.

Die Gymnosomata (Fig. 401) leiten wir von Aplysiidae ab, bei denen die Parapodien nicht direct in der seitlichen Verlängerung der Kriechfläche des Fusses liegen, sondern jederseits etwas oberhalb des Randes der Kriechfläche inseriren. Man kann sich das so vorstellen, dass die Parapodien an ihrer Basis eine Strecke weit mit der seitlichen Leibeswand verschmolzen sind.

Auch bei den Gymnosomata ist der Fuss scharf von den zwei seitlichen Flossen oder Parapodien getrennt.

Der von dem Kopfe deutlich gesonderte Fuss besteht selbst wieder aus drei Theilen, zwei vorderen paarigen Lappen, die sich nach vorn convergirend vereinigen, und einem mittleren hinteren Lappen, der sich nach hinten spitz auszieht.

Die Flossen vereinigen sich nie vor und über dem Kopfe.

Mittelfuss und Flosseninsertion liegen vorn auf der Bauchseite des Rumpfes hinter dem Kopfe.

Fussdrüsen der Gasteropoden. Abgesehen von den verschiedenen einzelligen Drüsen, die an der Ober- oder Unterseite des Fusses zerstreut vorkommen, besitzen viele Gasteropoden, vor allem die meisten Prosobranchier und Pulmonaten noch grössere vielzellige, localisirte Fussdrüsen, die zu zwei morphologisch gesonderten Gruppen gehören.

1) Die unpaare vordere Fussdrüse mündet bei den Prosobranchiern am Vorderrande des Fusses, und zwar bei denjenigen Formen, bei denen dieser Vorderrand in einen oberen und einen unteren Lippensaum gespalten ist, zwischen den beiden Lippen (Lippendrüse). Bei den Pulmonaten öffnet sie sich zwischen Kopf und Fuss nach aussen. Sie stellt einen verschieden langen, nicht selten die Länge des Fusses erreichenden Epithelschlauch dar, welcher meist in die Fussbasis eingeschlossen, seltener ihr in der Leibeshöhle aufliegend, von ihrer Mündungsstelle median nach hinten zieht. In die Wandung des Schlauches, welcher als Reservoir und Ausführungsgang dient, münden zahlreiche einzellige Schleimdrüsen, die im umgebenden Fussgewebe liegen. Die Drüse sondert Schleim ab. Mit Unrecht ist sie als Geruchsorgan bezeichnet worden. Sie unterliegt, was ihre Grösse, die Gestalt ihres Querschnittes und was die Zahl, sowie Anordnung der Drüsenzellen anbetrifft, bedeutenden Modificationen.

2) Die unpaare Fusssohlendrüse ist bei Prosobranchiern weit verbreitet. Ihre äussere, spaltförmige Oeffnung liegt hinter dem Vorderrand des Fusses in der Mittellinie der Sohle und führt in eine als Reservoir fungirende im Fusse gelegene Höhle, deren Epithelwand in das Lumen vorspringende Falten bildet. Die Höhle ist allseitig von einzelligen Drüsen umlagert, welche ihr Secret vermittelst ihrer zwischen den Epithelzellen mündenden Ausführungsgänge in sie entleeren. Mit Recht ist diese Fusssohlendrüse der Prosobranchier als ein der Byssusdrüse der Lamellibranchier homologes Organ betrachtet worden. Ihr Ausbildungsgrad ist sehr verschieden und nicht selten fehlt sie ganz. Ihr fadenziehendes Schleimsecret bildet Fäden, durch welche manche Prosobranchier sich an fremden Gegenständen im Wasser aufhängen können. Auch Landpulmonaten können sich vermittelst abgesonderter zäher Fäden aus der Höhe (von Pflanzen) herunterlassen.

Ausser den beiden erwähnten Fussdrüsen kommen gelegentlich noch andere vor. Es sei hier nur noch einer Fussdrüse Erwähnung gethan, welche sich bei einigen Opisthobranchiern (Pleurobranchus, Pleurobranchaea, Pleurophyllidia) findet. Sie liegt am hinteren Ende der Fusssohle und besteht aus Drüsenblindsäckchen, von denen jedes gesondert ausmündet.

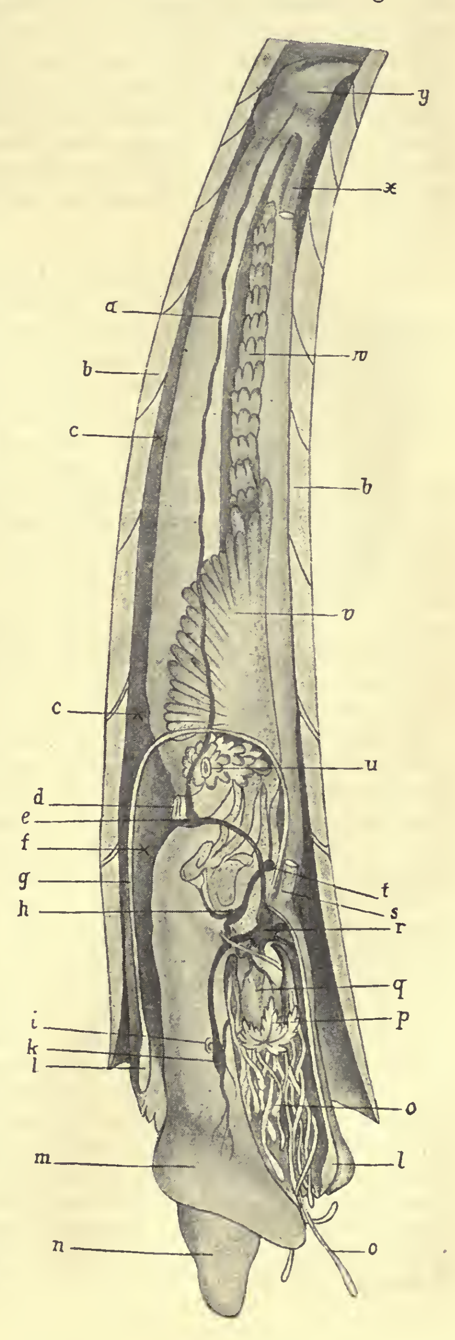


Fig. 483. **Anatomie von Dentalium entale**, nach LEUCKART (Wandtafeln) und LACAZE-DUTHIERS. Rechte Hälfte der Schale und unterer Theil des Mantels entfernt. *a* Vom Visceralganglion nach oben ziehender Nerv (Mantelnerv), *b* Schale, *c* Raum zwischen Mantel und Schale, *d* After, *e* Visceralganglion, *f* Mantelhöhle, *g* Mantel, *h* unteres, *t* oberes Buccalganglion, *i* Gehörorgan, *k* Pedalganglion, *m* seitliche Falten des Fusses, *n* Endkegel des Fusses, *o* Fadententakel, *l* unterer Mantelrand, *p* blattförmige Mundanhänge, *q* Schnauze, *r* Gehirnganglion, *s* Schalen- oder Spindelmuskel, durchschnitten, *u* rechte Nephridial- (zugleich Geschlechts-) Oeffnung, *v* Verdauungsdrüse (Leber), *w* Gonade, *x* oberes Ende des Spindelmuskels, *y* oberes offenes Ende des Mantels.

C) Scaphopoda.

Der Fuss von Dentalium (Fig. 483) ragt als ein fast cylindrischer Körper nach unten in die röhrenförmig geschlossene Mantelhöhle vor, aus deren unterer Oeffnung er vorgestreckt werden kann. Sein freies Ende ist kegelförmig zugespitzt und trägt an der Basis des Kegels rechts und links eine Falte oder einen Wulst, den man mit zweifelhaftem Rechte einem Epipodium verglichen hat. Die beiden seitlichen Falten oder Wülste umfassen die Basis des kegelförmigen Fussendes, ohne vorn und hinten ineinander überzugehen. In der vorderen Mittellinie des ganzen Fusses verläuft eine Furche. Bei Siphonodentalium fehlen sowohl die Furche als die Seitenlappen, dagegen ist das Vorderende des Fusses zu einer runden, am Rande mit kleinen, conischen Papillen besetzten Scheibe verbreitert.

D) Lamellibranchiata.

Der Fuss der Muscheln ist im Allgemeinen seitlich zusammengedrückt, mit scharfer Kante, vom Rumpfe nach unten und vorn gerichtet, aus der Schale vorstreckbar. Einen solchen Fuss kann man als beilförmig (Pelecypoda) oder zungenförmig bezeichnen, und er ist vornehmlich zum Eindringen in den Schlamm bei abwechselnder Contraction und Schwellung geeignet.

Die eben erwähnte Beil- oder Zungengestalt des Fusses muss indessen als eine erworbene bezeichnet werden. Ursprünglich wird auch der Muschelfuss eine flache Kriechsohle besessen haben. Und in der That, die Protobranchier besitzen einen Fuss mit ventraler Scheibe (Fig. 405), und ebenso Pectunculus. Der Rand der Fussscheibe ist gezackt oder gezähnelt. Wird der Fuss zurückgezogen, so krümmen sich die seitlichen halbkreisförmigen Flächen der Scheibe gegeneinander, so dass sie nun im contrahirten Zustande eine Furche begrenzen.

Im Einzelnen ist der Fuss der Muscheln je nach Lebens- und Bewegungsweise und nach dem Verhalten des Byssus verschieden gestaltet.

Für den Muschelfuss ist die den Byssus ausscheidende Byssusdrüse charakteristisch. Der Byssus besteht aus resistenten, bald sehr dünnen, bald dickeren Fäden von (physikalisch) hornartiger Beschaffenheit, welche die Muscheln an fremden Gegenständen befestigen, so dass sie sich vermittelst des Byssus vor Anker legen. Die meisten byssusführenden Muscheln vermögen den Byssus abzustossen und jeweilen wieder durch einen neuen zu ersetzen, und manche Formen können durch abwechselndes Anheften und Abstossen, bei Vorstrecken und Zurückziehen des byssusbefestigenden Fusses sich sogar an senkrechten, glatten Glaswänden fortbewegen.

Die erste Anheftung der mit einer Schalenklappe festsitzenden Formen geschieht mit Hilfe des Byssus, der im Allgemeinen auch den Jugendformen der im Alter byssuslosen Muscheln zukommt.

Ein completer Byssusapparat (Fig. 484) besteht 1) aus der im Fusse gelegenen Byssushöhle, in welche die Byssusdrüsen einmünden; 2) aus dem Kanal, durch welchen die Byssushöhle an der Fusskante nach aussen mündet; 3) aus der Byssusfurche, welche von der Oeffnung des Kanals der ventralen Fusskante entlang bis an die vordere Spitze des Fusses verläuft, und 4) aus einer an dieser Spitze selbst liegenden, halbmond- oder napfförmigen Erweiterung der Furche.

1) Die *Byssushöhle* wird von zahlreichen Falten, die von den Seitenwänden der Höhle in ihr Lumen vorragen, in flache Fächer eingetheilt. Ausserdem ragt von ihrer Decke eine Scheidewand in sie herunter, welche sie in zwei seitliche Abtheilungen theilt. Das Byssussecret wird theils von den Zellen der epithelialen Wandung der Byssushöhle, theils von Drüsenzellen ausgeschieden, die im umliegenden Gewebe liegen und ihre Ausführungsgänge zwischen die Epithelzellen der Byssushöhlenwand entsenden. Die ausgeschiedene Byssussubstanz nimmt die Gestalt der Hohlräume der Byssushöhle an, d. h. sie wurzelt mit zahlreichen Lamellen in den Fächern dieser Höhle. Diese Lamellen werden bei fortschreitender Absonderung vom Byssus in den Ausführungsgang der Byssushöhle, d. h. in den

2) *Kanal* hineingedrängt, wo sie sich zu dem *Byssusstamm* vereinigen.

Die Wandungen der 3) *Byssusfurche* und 4) ihrer *terminalen Erweiterung* sind ebenfalls drüsig. Will eine Muschel den Byssus anheften, so erzeugt sie in der Furche einen Byssusfaden, der mit dem Ende des Stammes verschmilzt, drückt (Fig. 406) das Ende des Fusses mit der Furchenerweiterung auf die Unterlage, z. B. einen Felsen, und befestigt den Faden auf der Unterlage mit Hilfe des von der Furchenerweiterung abgesonderten, verkittenden Secretes. So kann der Fuss das Ende des Byssusstammes vermittelst zahlreicher in der Furche successiv abgesonderter Fäden fest an den Felsen anheften.



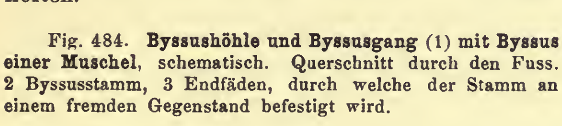


Fig. 484. **Byssushöhle und Byssusgang** (1) **mit Byssus einer Muschel**, schematisch. Querschnitt durch den Fuss. 2 Byssusstamm, 3 Endfäden, durch welche der Stamm an einem fremden Gegenstand befestigt wird.

Die Beziehungen, welche zwischen der Ausbildung des Fusses und derjenigen des Byssusapparates existiren, lassen sich in grossen Zügen etwa folgendermaassen darstellen.

1) Fuss in ursprünglicher Form mit flacher Sohle ohne Furche, mit einer einfachen Einstülpung ohne Byssus (Solenomya).

2) Fuss ebenso. Im Grunde der einfachen Einstülpung eine wenig vorspringende Lamelle, Byssus sehr wenig entwickelt (Nucula, Leda).

3) Die Einstülpung gliedert sich in die Byssushöhle und den Kanal. Byssusdrüse und Byssus stark entwickelt. In Folge der starken Entwickelung des Byssus verliert der Fuss seine Bedeutung als Locomotionsorgan; seine flache Sohle verschwindet, er wird entweder fingerförmig oder zungenförmig, ist oft klein oder von mässiger Grösse und dient zum Anheften des Byssus. In sehr zahlreichen Fällen bildet sich vor der Oeffnung des Kanales die Byssusfurche und an der vorderen Spitze des Fusses die Erweiterung derselben aus. Hieher gehören sehr zahlreiche Muscheln, vorzugsweise Formen, die sich mit ihrem Byssus an Felsen, Steinen, Pflanzen, Muscheln, Schneckenschalen u. s. w. vor Anker legen. Dabei kann die Verankerung eine mehr dauernde oder eine mehr vorübergehende, festere oder losere sein (Limidae, Spondylidae, Pectinidae pp., Mytilidae, Arcidae pp., Carditidae pp., Erycinidae, Galeommidae, Tridacnidae, Cyprinidae pp., Veneridae pp., Glycimeridae, Myidae pp. etc.).

Bei den Muscheln mit stark entwickeltem Byssus bildet sich ein Theil der Fussmuskeln, indem sie sich an die Byssushöhle ansetzen, zu Byssusretractoren aus.

4) Zahlreiche Muscheln besitzen im erwachsenen Zustande weder Byssus noch Byssusdrüse mehr, aber es können sich die Byssushöhle, der Kanal und sogar die Byssusretractoren (z. B. bei Trigonia) erhalten. Byssusapparate können bei nahen Verwandten bald mit, bald ohne Byssus vorkommen. Der Fuss nimmt gewöhnlich bei den mit einem byssuslosen Byssusapparat ausgestatteten Formen eine stärkere Entfaltung und dient als zungen-, keil- oder beilförmiges Organ zur Locomotion (Eindringen und Vorwärtsbohren im Sande oder Schlamme, Springbewegung bei Trigonia). Die meisten hieher gehörigen Formen sind Schlamm- oder Sandthiere (Arcidae pp., Carditidae pp., Cyprinidae pp., Tellinidae, Scrobiculariidae, Myidae pp., Cardiidae pp., Lucinidae [Fuss wurmförmig], Donacidae etc.).

5) Bei starker Entwickelung des zungen- oder beilförmigen, bisweilen knieförmig geknickten, fleischigen, stark schwellbaren Fusses ist jede Spur des Byssus und Byssusapparates im erwachsenen Zustande verschwunden (Unionidae, viele Veneridae, Cyrenidae, Psammobiidae, Mesodermatidae, Solenidae, Mactridae). Alle diese Muscheln sind Schlammbewohner. Ausserordentlich stark ist der fleischige, ganz nach vorn gerichtete Fuss bei den Soleniden entwickelt, wo er häufig nicht ganz in die Schale zurückgezogen werden kann, so dass die Schale vorn klafft. Dick zungenförmig ist der Fuss bei Solenocurtus, keulenförmig, am Ende abgestutzt bei Pharus, Cultellus, Siliqua und Ensis, cylindrisch, am Ende eiförmig angeschwollen bei Solen.

6) Der Fuss kann bei fehlendem Byssus rudimentär werden (Chamacea) oder ganz verschwinden (Ostreiden) bei Formen, die festsitzend mit der einen Schalenklappe dem harten Untergrunde aufgewachsen sind; er ist ferner auf ein kleines, meist fingerförmiges Rudiment reducirt bei Formen, die im Schlamme oder in selbst gebohrten Höhlungen im Gesteine etc. lebend, ihren Körper mit einer accessorischen Kalkröhre umgeben (Gastrochaeniden, Clavagelliden). Besonders interessant ist die Reihe der bohrenden Pholadiden. Pholas besitzt einen stempel- oder saugnapfförmigen Fuss, der, zwischen den weit klaffenden Schalenklappen vortretend, sich beim Bohren anheftet. Bei Pholadidea und Jouannetia hingegen besitzen nur die Jugendstadien, so lange sie ihre Wohnlöcher bohren, einen solchen Fuss. Sind aber die Wohnlöcher einmal ausgehöhlt, so verwächst der Fussschlitz des Mantels, die klaffende Vorderseite der Schale wird ebenfalls durch das mit dem Namen Callum bezeichnete accessorische Schalenstück geschlossen, und der Fuss verkümmert vollständig. Die Thiere sind dann keiner Locomotion mehr fähig.

Auch bei der festsitzenden Anomia ist der Fuss klein. Er hat aber hier trotzdem eine grosse Bedeutung als Träger des Byssusapparates. Das Schliessknöchelchen, durch welches diese Muschel mit der Unterlage verkittet ist und welches den tief in die rechte Schalenklappe hineingerückten Byssusausschnitt ausfüllt, muss als ein verkalkter Byssus betrachtet werden.

Manche Muscheln (Crenella, Lima, Modiola) spinnen mit ihrem Byssus ein Byssusgeflecht, in dem sie sich, wie in einem Neste, aufhalten und zu dessen Verstärkung sie allerlei Fremdkörper mit Byssusfäden verkleben.

E) Cephalopoda.

Man hat bis heute darüber discutirt und darüber Untersuchungen angestellt, ob und welche Theile des Cephalopodenkörpers dem Fusse der übrigen Mollusken entsprechen. Als ziemlich sicher kann jetzt gelten, dass der Molluskenfuss bei den Cephalopoden bildet:

1) die Arme (Brachialschirm) und
2) den Trichter.

Die Arme werden aufgefasst als seitliche Fortsätze eines Molluskenfusses, der sich rechts und links an den Kopf vorgeschoben und vor demselben vereinigt hat, so dass der Kopf rings vom Fusse umgeben wird, und der Mund in die Mitte der Bauchseite des Fusses, d. h. in die Mitte des Armkranzes oder Brachialschirmes gerückt ist. Für die Fussnatur des Armkranzes sprechen wichtige anatomische und ontogenetische Thatsachen: 1) Die Arme werden vom Brachialganglion innervirt, welches, unter dem Schlunde gelegen, eine vordere Abgliederung des Pedalganglions darstellt. 2) Die Arme treten ontogenetisch nicht in ihrer definitiven Lage rings um den Mund auf, sondern auf der Bauchseite, hinter dem Munde, zwischen diesem und dem After, jederseits in einer Reihe. Erst secundär schiebt sich die Doppelreihe um den Mund herum nach vorn und bildet den Armkranz des nunmehrigen Kopffusses. (Nach einer anderen Ansicht wären die Arme Kopfanhänge, den Kopftentakeln der Pteropoden vergleichbar.)

An der Fussnatur des Trichters ist selten gezweifelt worden. Er wird vom Pedalganglion innervirt. Seine zwei seitlichen, bei Nautilus zeitlebens getrennten, bei den Dibranchiaten sich getrennt anlegenden Lappen dürften als Epipodiallappen aufzufassen sein. Nebenstehende Abbildung eines Cephalopodenembryos, an welchem die Anlagen des Trichters in typischer Epipodiallage als zwei seitliche, über dem Fuss und unter dem Eingeweidesack von vorn nach hinten ziehende Falten auftreten, dürfte zur Rechtfertigung dieser Anschauung beitragen.

Bei Nautilus und den Decapoden (excl. Loligopsidae) findet sich im Innern des Trichters eine Trichterklappe.

Ueber die Form des Trichters vergl. p. 603 u. ff.

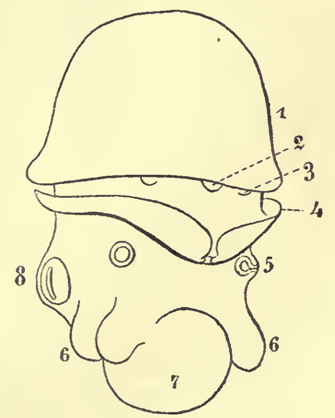


Fig. 485. **Cephalopodenembryo**, schief von hinten links, nach GRENACHER. 1 Mantel, 2 Anus, 3 rechtes Ctenidium, 4 Trichteranlage, 5 Gehörorgan, 6 Arme, 7 Dottersack, 8 linkes Auge.

Die Arme der Tetrabranchiata (Nautilus).

Der Kopffuss von Nautilus (Fig. 486) trägt zahlreiche rings um den Mund gestellte Tentakel, die sich aber nicht direct auf dem den Mund umgebenden Integumente erheben, sondern auf besonderen Lappen stehen, die in den beiden Geschlechtern in verschiedener Weise ausgebildet sind. Diese Lappen sind den Armen der Dibranchiaten vergleichbar; die Tentakel, die sie tragen, vielleicht den Saugnäpfen der Dibranchiatenarme. Jeder Tentakel kann in seinen eigenen Basaltheil wie in eine Scheide zurückgezogen werden.

Betrachten wir nun den Kopffuss von seiner Bauchseite, so dass wir den Mund in der Mitte des ausgebreiteten Lappen- und Tentakelcomplexes vor uns sehen, so bemerken wir beim Weibchen (untere Figur) unmittelbar an den Mund angrenzend drei Lappen, zwei seitliche und einen

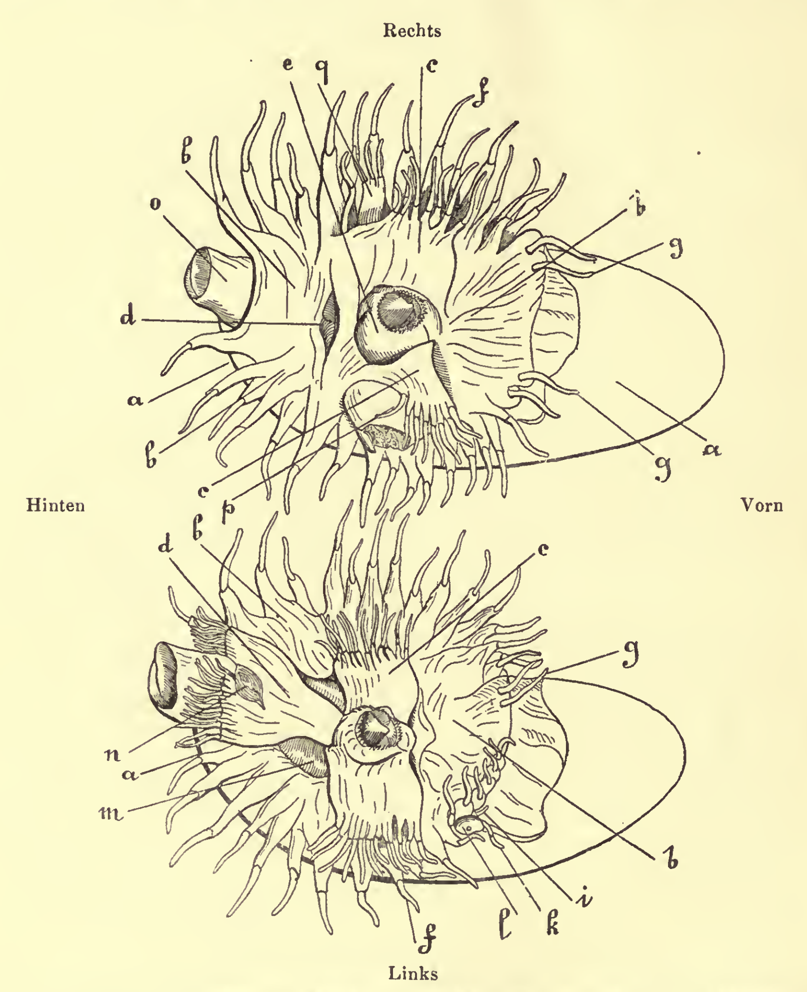


Fig. 486. **Circumoraler Tentakelkranz von Nautilus pompilius,** nach Lankester und Bourne. Von der oralen oder Bauchseite. Oben Männchen, unten Weibchen. *a* Schale, *b* Ringfalte oder Kopfkappe mit ihren Tentakeln *g*, *c* die beiden seitlichen inneren Lappen, beim Männchen bildet der linke innere Lappen den Spadix oder Hectocotylus *p* und auf der rechten Seite den Antispadix *q*, *d* der hintere innere Lappen, beim Männchen reducirt, *n* lamellöses Organ (Geruchsorgan?), *e* Kiefer im Mundkegel, *f* die Tentakel der äusseren, musculösen Ringfalte, *m* paariges lamellöses Organ, *o* Trichter.

hinteren, das sind (im Kranze der Lappen und Tentakel) die drei inneren Lappen. Der hintere innere Lappen besteht aus zwei verwachsenen, seitlichen Lappen, deren Grenze durch ein gefaltetes Organ (Geruchsorgan?) angedeutet wird. Er trägt 28 Tentakel, jederseits 14. Jeder innere Seitenlappen trägt 12 Tentakel. Ausserhalb der drei inneren

Lappen bildet der Fuss eine musculöse Ringfalte, die besonders vorn dick ist und hier einen Lappen bildet, die sogenannte Kopfkappe, welche bei eingezogenem Kopffuss die zurückgezogenen Tentakel bedeckt und deckelartig die Mündung der Schale verschliesst. Die äussere Ringfalte trägt jederseits 19 Tentakel.

Ausser diesen dem Fusse angehörigen Tentakeln finden sich jederseits noch zwei, die wahrscheinlich zum Kopfe gehören, nämlich jederseits ein Tentakel unter und einer über dem Auge.

Beim Nautilusmännchen (obere Figur) ist der hintere, innere Fusslappen rudimentär. Die beiden inneren Seitenlappen sind jederseits in zwei Bezirke getheilt. Der rechte Lappen zeigt einen vorderen Bezirk mit 8 Tentakeln und einen hinteren (Antispadix) mit 4 Tentakeln, von denen 3 eine gemeinsame Scheide haben. Der linke Lappen hat ebenfalls einen vorderen Bezirk mit 8 Tentakeln und dahinter einen conischen Körper, Spadix, der keine Tentakel, aber sich dachziegelförmig bedeckende Lamellen trägt. Dieser Spadix wird als der hectocotylisirte Fusstheil von Nautilus betrachtet (siehe Geschlechtsorgane) und spielt wahrscheinlich irgend eine Rolle bei der Begattung.

Dibranchiata.

Die Dibranchiata besitzen entweder 8 oder 10 Arme, welche den Mund kranzförmig umstellen und auf ihrer Unterseite mit in einer oder mehreren Längsreihen stehenden Saugnäpfen bewaffnet sind. Zu diesen Saugnäpfen können sich noch Reihen von Cirren gesellen und sie können sich stellenweise zu Hacken oder Krallen (z. B. Onychoteuthis) umwandeln.

Bei manchen Octopoden sind die langen Arme an ihrer Basis, ja gelegentlich bis an ihre Spitze, durch eine Membran verbunden. Im letzteren Falle gleicht der Armkranz einem Regenschirm, seine Membran dem Tuch, die Arme den radiären Spangen. Wo die Spangen am Stock zusammentreffen, würde der Mund liegen. Die Octopoden können auf ihrem Armkranz bei erhobenem Eingeweidesack kriechen. In dieser Stellung sind sie am leichtesten mit Schnecken zu vergleichen, indem dann die ventrale Seite des Armkranzes, auf der sie kriechen, der Fusssohle der Schnecken ähnlich functionirt.

Die Decapoden haben 10 Arme, von denen 8 gleichartige den 8 Octopodenarmen entsprechen, nur dass sie kürzer und fast nie durch Membranen verbunden sind. Die 2 übrigen Arme, die Fangtentakel, inseriren zwischen dem 3. und 4. Octopodenarme jederseits und sind von ihnen abweichend gebaut, lang, wurmförmig, mit angeschwollenen, mit Saugnäpfen, Haken etc. bewaffneten Enden. Die Fangtentakel sind sehr contractil und bei zahlreichen Decapoden (z. B. Sepia) im Ruhezustande in besonderen Kopfhöhlen verborgen. Diese Höhlen entsprechen wahrscheinlich morphologisch den Wasserporen, welche häufig auch anderswo an der Basis der Arme oder am Kopfe vorkommen. Beim Verfolgen der Beute werden die Fangtentakel mit Vehemenz aus diesen Höhlen oder Scheiden vorgeschleudert.

Von den 8 oder 10 Armen der Dibranchiaten ist fast immer einer (seltener 2) im männlichen Geschlechte in besonderer Weise umgestaltet (hectocotylisirt) und spielt bei der Begattung eine Rolle. Bei einigen Octopoden löst er sich sogar vom Körper los und wird wieder regenerirt.

Der hectocotylisirte Arm ist bei den Octopoden gewöhnlich der 3. Arm der rechten, bei den Decapoden der 4. Arm der linken Seite. (Man zählt die Arme von vorn nach hinten.)

Beim Argonautaweibchen ist das erste Armpaar segelförmig verbreitert und schlägt sich auf die Aussenseite der Schale zurück.

Alle Cephalopoden, auch die plumperen Octopoden, sind gute Schwimmer. Beim Schwimmen spielen Mantel und Trichter die Hauptrolle. Wasser wird abwechselnd durch die Mantelspalte in die Mantelhöhle aufgenommen und durch den Trichter in kräftigem Strahl ausgestossen, wobei durch den Rückstoss der Körper in der Richtung des Eingeweidesackes fortgeschnellt wird. Beim Ausstossen des Wassers wird die Mantelspalte durch den Mantelschliessapparat verschlossen, so dass alles in die Mantelhöhle aufgenommene Wasser durch den Trichter ausströmen muss. Manche Decapoden können auch mit dem Kopffuss voran schwimmen, indem sie das untere Ende des Trichters aufwärts krümmen, so dass der Wasserstrahl in der Richtung des Eingeweidesackes austritt. Die Arme werden beim Schwimmen aneinandergelegt, damit der Reibungswiderstand möglichst gering werde. Octopoden, vornehmlich solche mit Interbrachialmembran, helfen ihren Schwimmbewegungen nach, indem sie ihren Armkranz öffnen und schliessen, wie einen Regenschirm.

XI. Wasseraufnahme.

Der Fuss vieler Muscheln und Schnecken kann geschwellt, dabei aus der Schale oder dem Gehäuse vorgestreckt und zur Locomotion verwendet werden. Wie die Schwellung geschieht, darüber herrschten bis vor kurzem noch die verschiedensten Ansichten. Die Annahme war viel verbreitet, dass von aussen Wasser in das Blut- oder in ein gesondertes Wassergefässsystem aufgenommen werde. Auch über die Wege der Wasseraufnahme war man verschiedener Ansicht. Das Wasser sollte durch Oeffnungen oder Poren am Fusse aufgenommen werden. Es wurde nun aber festgestellt, dass solche Poren entweder nicht existiren, oder dass sie die Oeffnungen von Fussdrüsen (Byssusdrüse, Fusssohlendrüse) sind. Das Wasser sollte durch Intercellulargänge zwischen den Epithelzellen des Fusses hindurch aufgenommen werden. Auch diese Annahme hat sich als irrig erwiesen. Das Wasser sollte durch die Nephridien in das Pericard geleitet und von diesem aus dem Blutgefässsystem mitgetheilt werden. Aber das Pericard hat sich als ein vom Blutgefässsystem vollständig abgeschlossener Sack erwiesen. Auch noch andere Ansichten über Wasseraufnahme wurden geäussert und später widerlegt.

Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse bleibt mit Ausnahme eines einzigen, gleich zu besprechenden Falles nur die Annahme übrig, dass der Fuss durch Blutzudrang geschwellt wird, wobei ein Zurückfliessen des Blutes aus dem Fuss in den übrigen Körper durch Muskelsphincter verhindert wird (Blutstauung).

Der eben erwähnte Fall ist der von Natica Josephina. Hier kann nicht daran gezweifelt werden, dass Wasseraufnahme zum Zwecke der Schwellung des Fusses stattfindet. Sie geschieht sehr rasch, in weniger als 5 Minuten. Das auf Reize hin wieder abgegebene Wasser nimmt das doppelte, ja das dreifache Volumen der leeren Naticaschale ein. Das Wasser wird durch sehr kleine (makroskopisch nicht sichtbare) Spalten, welche am Fussrande liegen (wahrscheinlich sogar durch eine einzige sehr enge, dem Fussrand entlang verlaufende Spalte), aufgenommen und

in ein im Fusse liegendes System von Wasserräumen geführt, welches von allen übrigen Hohlräumen des Fusses, also namentlich auch von dem (bei Natica geschlossenen) Blutgefässsystem vollständig abgeschlossen ist, so dass von einer directen Wasseraufnahme in das Blutgefässsystem durch Fussporen nicht die Rede sein kann. Die Wasserspalten am Fussrande können durch ein System von Schliessmuskeln, die sich vom oberen zum unteren Rande der Spalten erstrecken, geschlossen werden.

XII. Musculatur und Endoskelet.

In diesem Kapitel soll gänzlich vernachlässigt werden die den einzelnen Organen eigene Musculatur, z. B. die Musculatur der einzelnen Theile des Darmkanals, die Musculatur des Herzens, der Begattungsapparate etc., ferner die Musculatur der Cutis und auch die für die Locomotion so wichtige Eigenmusculatur des musculösesten Organes, des Fusses, die entsprechend der so sehr verschiedenen Ausbildung und Functionsweise in unzähligen Nüancirungen auftritt.

Wir besprechen hier nur die allgemeine Körpermusculatur, und diese erhält ihr Gepräge durch die Ausbildung der Molluskenschale, die dem ganzen Weichkörper Schutz gewähren soll. Damit dieser Schutz ein vollständiger werde, ist im Allgemeinen die Molluskenorganisation, im Einzelnen in verschiedener Weise, so eingerichtet, dass alle Weichtheile im Innern der Schale geborgen werden können, und dass die Schale selbst geschlossen werden kann. Die Schale fungirt dann als Skelet, als passives Bewegungsorgan, an welches sich diejenigen Muskeln anheften, die bei ihrer Contraction die Weichtheile in die Schale zurückziehen, und diejenigen, die bei ihrer Contraction die Schale schliessen oder verschliessen.

Es liegt auf der Hand, dass die Musculaturverhältnisse sich da secundär wieder stark ändern, wo die Schale rudimentär wird oder ganz verschwindet.

Die Musculatur der Mollusken ist nicht quergestreift.

A) Amphineura.

Die Musculatur der Chitoniden ist noch nicht genügend untersucht und im Zusammenhang dargestellt worden. Auf den Abbildungen der Autoren erkennt man 1) jederseits über dem Fuss eine ansehnliche Längsmuskelmasse, 2) zahlreiche Muskelfasern, die in dorsoventraler Richtung von den Seitentheilen des Rückens in den Fuss heruntersteigen, um gegen seine Sohle auszustrahlen, und 3) dem Fuss eigene Muskelfasern, die denselben nach verschiedenen Richtungen durchsetzen. Die sub 2 erwähnten Muskelfasern entsprechen wohl dem Schalenmuskel der Fissurelliden etc., dem Spindelmuskel der übrigen Gasteropoden. Die von der einen Seite in den Fuss heruntersteigenden Fasern kreuzen sich theilweise mit den von der gegenüberliegenden Seite heruntersteigenden. Die Hauptkreuzungsstelle liegt in der Mediane zwischen den zwei Pedalsträngen.

Unter den Solenogastres ist das Muskelsystem am genauesten bei Proneomenia untersucht. Wohl im Zusammenhang mit der Rückbildung des Fusses und der Ausbildung der wurmförmigen Körpergestalt hat sich eine Art Hautmuskelschlauch ausgebildet, in welchem wir einige

im Vergleich zu der Dicke der Epidermis sehr dünne Schichten in verschiedener Richtung verlaufender Muskelfasern unterscheiden können. Der Hautmuskelschlauch liegt der Epidermis von innen dicht an. Zu äusserst liegt eine Schicht circulärer Muskelfasern (Ringfaserschicht), dann folgt eine Schicht von Diagonalmuskelfasern, die einander unter rechtem Winkel, die Ring- und Längsfasern aber unter einem Winkel von 45 ^{0} kreuzen. Zu innerst liegt eine Schicht longitudinaler Fasern. Diese ist besonders auf der Bauchseite, rechts und links von der Bauchfurche, stark entwickelt. Aus der Ringmuskelschicht lösen sich beiderseits Fasergruppen ab, welche von beiden Seiten gegen die Basis des rudimentären Fusses convergiren und sich theilweise über demselben kreuzen. Dabei verlaufen die von der seitlichen und oberen Körperwand stammenden Faserbündel im Innern der Septen, welche die aufeinanderfolgenden Seitendivertikel des Darmkanals trennen.

Soweit zur Zeit ein Vergleich mit Chiton möglich ist und wenn man die Rudimentation des Fusses und Ausbildung einer wurmförmigen Körpergestalt (Zwischenstadium: Chitonellus) in Betracht zieht, kann man annehmen, dass die Ringmuskelschicht und besonders die gegen den Fuss convergirenden Fasergruppen den dorsoventralen Muskeln von Chiton, die Längsmuskelschicht den seitlichen Längsmuskelmassen von Chiton entsprechen.

B) Gasteropoda.

Der einzige, wichtige, in Betracht kommende Muskel ist der Spindelmuskel (Musculus columellaris). Er setzt sich im Inneren der Schale an die Spindel an, zieht an der rechten Seite des Eingeweidesackes und am rechten Rande der Mantelfalte der Spindel entlang herunter, tritt dann in die Rückenseite des Fusses ein, in welchem er ausstrahlt. Der Spindelmuskel ist der Rückziehmuskel des Thieres in die Schale.

a) Prosobranchiata.

Der Spindelmuskel ist überall in typischer Form entwickelt. Er setzt sich einerseits an die Spindel der letzten Windung der Schale, andererseits an das auf der Dorsalseite des Metapodiums liegende Operculum an.

Einige Prosobranchier, so die meisten Fissurelliden, Haliotiden und Docoglossen, benutzen ihren Fuss mehr als Saugnapf, um sich fest an einer harten Unterlage zu befestigen. Diese Formen besitzen keinen Deckel. Der Spindelmuskel steigt hier senkrecht in den Fuss hinunter und drückt bei seiner Contraction die Schale fest der Unterlage an. Er ist bei Haliotis (Fig. 487), dessen ohrförmige Schale noch gewunden ist, cylindrisch, übrigens ausserordentlich stark entwickelt, ungefähr in der Mitte des Thieres, etwas mehr rechts gelegen, senkrecht auf der Fussscheibe stehend. Die Mantelhöhle und die Eingeweide verdrängt er auf die linke Seite. Bei zahlreichen Fissurelliden und den Docoglossa ist die Schale napfförmig und symmetrisch geworden. Der Spindelmuskel, welcher dementsprechend stark verkürzt ist, steigt direct von der Innenfläche der Schale zum Fusse herunter, ist aber nicht mehr cylindrisch, sondern auf dem Querschnitt hufeisenförmig (Fig. 488), indem er die Visceralmasse von hinten umfasst. Er nimmt die Gestalt eines vorn offenen, niederen, abgestutzten Hohlkegels an, der sich mit seiner oberen, hufeisenförmigen

Schnittfläche an der Schale anheftet, mit seiner ebenfalls hufeisenförmigen Basis aber in den saugscheibenförmigen Fuss eintritt und in seinem Innern die Visceralmasse birgt.

Ganz ähnliche Verhältnisse kehren überall da wieder, wo die Schale flach conisch, napf- oder tellerförmig wird, wie z. B. bei den Hipponyciden und Capuliden unter den Monotocardiern.

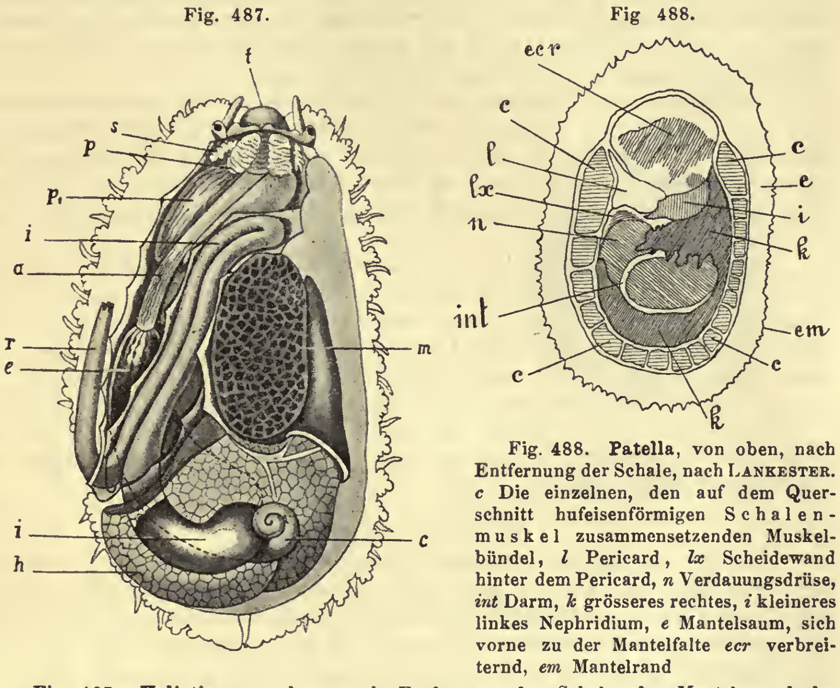


Fig. 488. **Patella**, von oben, nach Entfernung der Schale, nach LANKESTER. *c* Die einzelnen, den auf dem Querschnitt hufeisenförmigen Schalenmuskel zusammensetzenden Muskelbündel, *l* Pericard, *lx* Scheidewand hinter dem Pericard, *n* Verdauungsdrüse, *int* Darm, *k* grösseres rechtes, *i* kleineres linkes Nephridium, *e* Mantelsaum, sich vorne zu der Mantelfalte *ecr* verbreiternd, *em* Mantelrand

Fig. 487. **Haliotis**, von oben, nach Entfernung der Schale, des Mantels und des ganzen Rückenintegumentes, nach WEGMANN. *t* Schnauze, *s* und *p* Speicheldrüsen, p_1 seitliche Taschen des Oesophagus, *i* Mitteldarm, *a* Oesophagus, *r* Enddarm, *e* Magen mit Coecum *c*, *h* Verdauungsdrüse (Leber), ihr rechts neben dem grossen Schalenmuskel *m* liegender Theil ist noch von der Genitaldrüse bedeckt. Rings um den Körper herum das gefranste Epipodium.

Heteropoden. Besondere Beachtung verdient die Musculatur der Heteropoden, wo wir die Rudimentation der Schale, Umwandlung des Fusses und fortschreitende Entfernung der Körpergestalt vom Schneckenhabitus Schritt für Schritt verfolgen können.

Bei Atlanta, deren Kopf und Fuss noch vollständig in die wohlentwickelte Schale zurückgezogen werden kann, erhält sich der Spindelmuskel in typischer Form. Er steigt aus der Schale herunter und theilt sich dann in 3 Züge, von denen der stärkste mittlere in die Flosse und den Saugnapf, der hintere in das deckeltragende Metapodium, der vorderste kleinste in den Kopf und die Schnauze ausstrahlt.

Die Cutis ist bei Atlanta noch relativ dünn. Das dicht unter ihr liegende Hautmuskelnetz ist nicht stärker entwickelt, als bei anderen Schnecken. Ein besonderes System sich kreuzender Muskelfasern, unabhängig von der übrigen Hautmusculatur, liegt jederseits unter der Cutis der Flosse. Dies gilt für alle Heteropoden.

Die Dicke der Haut nimmt bei den typischen Heteropoden (Carinaria, Pterotrachea) sehr stark zu und mit ihr die Stärke des subcutanen Hautmuskelschlauches. Am Rumpfe besteht dieser aus zwei übereinanderliegenden Schichten sich kreuzender Diagonalmuskelfasern. In der äusseren Schicht verlaufen die Fasern von vorn oben nach hinten unten; in der inneren von vorn unten nach hinten oben. Am Kopfe mit der Schnauze, am Eingeweidesack und am schwanzförmigen Metapodium nehmen die Diagonalfasern beider Schichten eine longitudinale Richtung an. Bei Carinaria kommt noch am grössten Körpertheil, bei Pterotrachea nur an der Schnauze, eine äussere Ringmusculatur hinzu.

Erkundigen wir uns nun nach dem Schicksal des Spindelmuskels. Bei Carinaria, wo noch eine zarte, hinfällige, den Eingeweidesack bedeckende Schale vorhanden ist, in die aber kein Theil des Körpers zurückgezogen werden kann, ist noch ein Spindelmuskel vorhanden, der in Form von zwei Bändern vom Eingeweidesack in die Flosse heruntersteigt, um an deren Rand auszustrahlen.

Bei Pterotrachea, wo die Schale fehlt und der Eingeweidesack rudimentär ist, ist auch der Spindelmuskel reducirt. Er hat die Verbindung mit dem Eingeweidesack aufgegeben und beginnt jederseits erst etwa in der halben Höhe der Leibeswand als drei Muskelstümpfe, die nach unten in die Flosse hineintreten, um an ihren Rand auszustrahlen.

Aus dem Spindelmuskel, der ursprünglich dazu diente, den Fuss in die Schale zurückzuziehen, ist ein Muskel geworden, der vorzugsweise die seitlichen schlagenden Bewegungen der dem Fusse homologen senkrechten Ruderflosse hervorbringt.

b) Opisthobranchiata.

Der Spindelmuskel ist da gut entwickelt, wo eine Schale vorhanden ist, in welche der Körper ganz oder theilweise zurückgezogen werden kann. Wo aber die Schale rudimentär ist oder fehlt — und das ist bei der Mehrzahl der Opisthobranchier der Fall — atrophirt der Spindelmuskel oder er bildet vielleicht einen Bestandtheil der Fussmusculatur. Dagegen entwickelt sich dann der subcutane Hautmuskelschlauch um so stärker, je beweglicher die Thiere sind. Er besteht aus Längs-, Ring- und Diagonalmuskelfasern, die bisweilen ein wahres Muskelnetz bilden. Die Musculatur des Fusses stellt sich nur als ein verdickter Theil dieses Hautmuskelschlauches mit prädominirenden Längsfasern dar. Im Einzelnen ist die Entfaltung der Musculatur sehr verschieden. Wo bewegliche oder contractile Rückenanhänge, Kiemen, Mundsegel, Parapodien, Mundscheiben u. s. w. zur Entwickelung gelangen, ist ihre Musculatur von der Hautmuskelschicht detachirt, und letztere stellt dann, im Verein mit der bisweilen derben Haut, das passive Stützorgan der ersteren dar.

Auch die beschalten Pteropoda thecosomata besitzen einen Spindelmuskel. Er ist ventral bei den Limacinidae, dorsal bei den Cavoliniidae, deren Rumpf mit Bezug auf den Kopf, wie früher dargethan, um 180° gedreht erscheint. Der Muskel theilt sich vorn in zwei seitliche Aeste, die in die Flossen ausstrahlen.

c) Pulmonata.

Der Spindelmuskel ist bei den beschalten Pulmonaten stark entwickelt. Er ist paarig und setzt sich einerseits mit vielen Wurzeln am Fusse, hinter der Mundmasse, andererseits an der Spindel der ersten

Schalenwindung an. Von dem Spindelmuskel detachiren sich 1) die Rückziehmuskeln der Tentakeln und Augenträger, 2) die Retractoren der Mundmasse, 3) Muskeln, die zu den Eingeweiden gehen.

Es ist von Interesse, den Spindelmuskel bei den Daudebardien und Testacellen zu untersuchen, bei denen der rudimentär werdende Eingeweidesack mit der ihn bedeckenden Schale an das Hinterende des Körpers gerückt ist und bei denen von einem Zurückziehen des Körpers in die Schale keine Rede sein kann.

Da ist nun vor allem die Thatsache zu constatiren, dass sich der Spindelmuskel nur theilweise erhält und selbstverständlich nur einen Theil seiner ursprünglichen Functionen beibehalten hat. Er hat sich in der That bei den Daudebardien und Testacellen erhalten 1) als Fühlerretractor und 2) bei Daudebardia als Schlundkopfretractor. Fühlerretractoren und Schlundkopfretractoren sind getrennt.

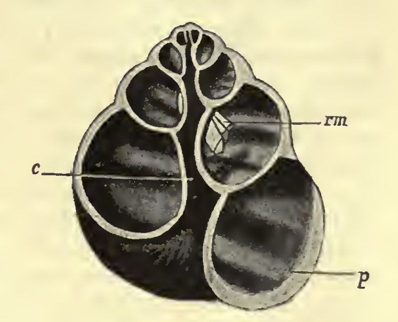


Fig. 489. Schale von Helix, so durchschnitten, dass die Spindel (Columella, Axe) der Länge nach getroffen ist, nach Howes. *c* Columella, *rm* Spindelmuskel, *p* Mündungsrand.

Die Fühlerretractoren durchziehen bei Daudebardia rufa getrennt die Leibeshöhle nach hinten bis an die Basis des Eingeweidesackes, wo sie, nicht in diesen eindringend, jederseits mit der Leibeswand verwachsen. Bei D. saulcyi laufen die Retractoren nicht so weit nach hinten, sondern dringen schon vor der Mitte des Körpers, die zwei rechtsseitigen und die zwei linksseitigen miteinander verschmolzen, in die Fussmusculatur ein. Aehnlich verhalten sich die Fühlerretractoren der Testacellen.

Die Schlundkopfretractoren. Bei D. rufa entspringen am Schlundkopf zwei Retractoren, die, durch den Nervenschlundring hindurchtretend, miteinander zu einem unpaaren Muskel verschmelzen, welcher am Boden der Schlundhöhle, der linken Körperwand genähert, nach hinten zieht, dann in den Eingeweidebruchsack hinaufsteigt, um sich in der letzten Schalenwindung an die Spindel anzuheften. Bei D. saulcyi, wo kein Eingeweidebruchsack mehr vorhanden ist und die Schale nur noch eine Mantelhöhle bedeckt, steigen die hier nicht mit einander verschmolzenen Schlundkopfretractoren nicht mehr in die Schale hinauf, sondern endigen schon in der Mitte der Körperlänge, wo sie in die Fussmusculatur eindringen.

Die zahlreichen, in zwei asymmetrischen Reihen angeordneten Schlundkopfretractoren von Testacella lassen sich aus verschiedenen Gründen nicht als Ueberreste eines Spindelmuskels auffassen.

Von Oncidium, welches im erwachsenen Zustande weder eine Schale noch einen Spindelmuskel besitzt, weiss man, dass es als beschalte Larve einen solchen Muskel hat.

C) Scaphopoda.

Bei Dentalium (Fig. 483) verlaufen auf der Vorderseite des Rumpfes jederseits zwei eng aneinanderliegende Muskelbänder, die sich am dorsalen Ende der röhrenförmigen Schale vorn anheften. An der

Basis des Fusses verschmelzen die beiden Bänder jederseits zu einem einzigen Muskel, der, in den Fuss eindringend, in demselben in zahlreiche Längsmuskelbündel ausstrahlt. Wir haben es hier mit einem paarigen Spindelmuskel zu thun, welcher den Fuss verkürzt und den ganzen Unterkörper in den oberen Theil der Schale zurückzieht.

D) Lamellibranchiata.

Wir wollen bei den Lamellibranchiaten zwei Muskelgruppen in Betracht ziehen:
1) die Mantelmusculatur und
2) die in den Fuss verlaufende Musculatur.

Die Mantelmusculatur ist hauptsächlich gegen den freien Mantelsaum zu entwickelt und besteht aus 3 Systemen: 1) Muskelfasern, welche in der Ebene der Mantelfalte gegen ihren freien Rand verlaufen, auf dem sie senkrecht stehen, sie bilden den Mantelsaummuskel im engeren Sinne und lassen auf der Schale den Mantelsaumeindruck (Mantellinie) zurück. 2) Muskelfasern, welche dem Mantelsaum parallel verlaufen, 3) Muskelfasern, welche auf der Fläche der Mantelfalte mehr oder weniger senkrecht stehen und als kurze Fasern von der inneren zur äusseren Manteloberfläche verlaufen. Die nämlichen drei Systeme werden an den vom Mantel gebildeten Siphonen zu Ring-, Längs- und Radiärmuskeln. Eine besondere Differenzirung der Mantelmusculatur ist der Retractor der Siphonen, dessen Stärke zu der Grösse der Siphonen in directem Verhältnisse steht und dessen Insertion an der Innenseite jeder Schalenklappe die Mantelbucht (vergl. p. 634) hervorruft. Als Differenzirungen der Mantelmusculatur müssen ferner die wichtigen Schliessmuskeln der Schalen betrachtet werden (Adductores, Schalenmuskeln). Es sind ausserordentlich kräftige und dicke Muskeln, die quer von der Innenfläche der einen Schalenklappe zu der Innenfläche der gegenüberliegenden Schalenklappe ziehen. Sie wirken dem Schlossband entgegengesetzt, indem sie bei ihrer Contraction die beiden Schalenklappen einander nähern, sie aneinanderpressen, die Schale schliessen. Auf der Innenfläche der Schalenklappen lassen sie die Schliessmuskeleindrücke zurück. Typisch besitzen die Muscheln zwei Schliessmuskeln, einen vorderen und einen hinteren (Dimyarier), die dem dorsalen Schalenraum näher liegen, als dem ventralen. Bei den Mytilacea ist der hintere Schliessmuskel grösser, als der vordere (Heteromyarier, Isomyarier). Bei einer grossen Reihe von Formen schliesslich verkümmert der vordere Schliessmuskel gänzlich, während der um so stärker entwickelte hintere Schliessmuskel nach vorn gegen die Mitte der Schale rückt. Diese Formen werden zu der Abtheilung der Monomyarier vereinigt, einer nicht natürlichen Gruppe, da nahe verwandte Formen (z. B. innerhalb der Mülleriaceen) einen oder zwei Schliessmuskel besitzen können und weit entfernte Formen (z. B. Tridacna, Anomia, Mülleria, Aspergillum) in dem Besitz nur eines Schliessmuskels übereinstimmen. Monomyarier sind z. B. die Anomiidae, Ostreidae, Spondylidae, Limidae, Pectinidae, Aviculidae etc., Mülleridae etc.

Der Schliessmuskel besteht häufig (z. B. Pecten, Ostrea, Nucula) aus zwei verschieden aussehenden Partien, von denen die eine glatte, die andere solche Muskelfasern enthält, die quergestreift aussehen, ohne dass diese Querstreifung derjenigen der Arthropoden- und Vertebratenmuskeln entspricht.

Die in den Fuss verlaufende Musculatur entspricht in ihrer Gesammtheit dem Spindelmuskel der übrigen Mollusken, speciell der Gasteropoden. Sie besteht aus symmetrischen Muskelpaaren, die sich einerseits an die Innenfläche der Schale anheften und hier Muskeleindrücke erzeugen, andererseits in den Fuss hineintreten. Dass diese Musculatur in ihrer Gesammtheit dem Spindelmuskel der Gasteropoden entspricht, ersieht man am besten bei einem Vergleich von Protobranchiaten mit Patella oder Fissurella z. B. Bei Nucula oder Leda nämlich bilden die Fussmuskeln jederseits vom vorderen zum hinteren Schliessmuskel eine fast continuirliche Reihe in den Fuss hinuntersteigender Bündel. Beide Reihen bilden zusammen eine von oben oder unten betrachtet ovale Linie, welche dem hufeisenförmigen bis ovalen Querschnitt des Spindelmuskels von Patella oder Fissurella entspricht.

In der Mehrzahl der Fälle, wo der Fuss entwickelt ist, kann man jederseits von vorn nach hinten folgende Fussmuskeln unterscheiden, deren Anordnung Figur 490 erläutert: 1) der Protractor pedis; 2) der vordere Retractor pedis; 3) der Elevator pedis und 4) der hintere Retractor pedis.

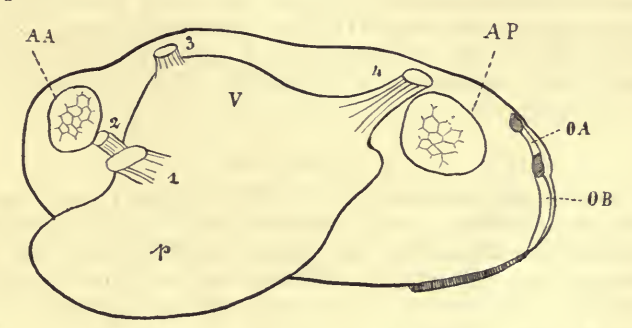


Fig. 490. Pliodon Spekei, von links, nach PELSENEER. Schale, Mantel, Kiemen, Mundlappen linksseitig entfernt. *AA* Vorderer, *AP* hinterer Schliessmuskel der Schale, *OA* Anal-, *OB* Branchialöffnung des Mantels, *V* Eingeweidemasse, *p* Fuss, 1 Protractor pedis, 2 Retractor pedis anterior, 3 Elevator pedis, 4 Retractor pedis posterior.

Wo ein Byssus vorkommt, wird der hintere Rückziehmuskel des Fusses zum Byssusmuskel. Er ist dann meist sehr kräftig entwickelt, reicht weit nach vorn und kann in mehrere Bündel zerfallen.

Bei rudimentärem Fuss und fehlendem Byssus verkümmern die Fussmuskeln.

Bei Pecten inseriren die Fussretractoren asymmetrisch nur auf der linken Schale. Dasselbe ist der Fall bei Anomia, wo das dem Byssus entsprechende, in dem Byssusausschnitt der rechten aufliegenden Schalenklappe liegende „Schliessknöchelchen" durch zwei stark entwickelte Retractoren mit der (in physiologischer Stellung oberen) linken Schalenklappe verbunden ist. Diese zwei Muskeln lassen neben demjenigen des Schliessmuskels Eindrücke zurück, was zu der irrthümlichen Auffassung der Anomien als Trimyarier Veranlassung gab.

E) Cephalopoda.

Bei den Cephalopoden kommt es zur Bildung eines knorpeligen Endoskelets, das einerseits verschiedenen Muskeln, Muskelgruppen,

Muskelhäuten zur Anheftung, andererseits zum Schutze wichtiger Organe, vor allem der Centraltheile des Nervensystems und der Augen, dient. Von den verschiedenen, das Skelet bildenden Knorpeln ist allein der Kopfknorpel constant.

a) Tetrabranchiata (Nautilus).

Nautilus besitzt nur den Knopfknorpel. Dieser ist annähernd X-förmig, wobei man sich die Schenkel dick vorzustellen hat. Zwischen den Schenkeln der einen Hälfte des X läuft der Oesophagus in die Höhe, während diejenigen der anderen Hälfte den Trichter stützen und seinen Muskeln zum Ansatz dienen.

Unter den Muskeln ist besonders hervorzuheben der grosse, paarige Schalenmuskel, welcher dem Columellarmuskel der übrigen Mollusken entspricht. Er entspringt vom Kopfknorpel und verläuft jederseits in jenes Verwachsungsband (annulus) hinein, durch welches der Körper des Nautilus mit der inneren Wand der Wohnkammer verbunden ist (vergl. Fig. 416), um sich, wie dieses Band selbst, an die Schale anzuheften, an welcher er in der Lobenlinie einen grossen Muskeleindruck zurücklässt. Von den Seitenrändern des Kopfknorpels und besonders seines Trichtertheiles zieht jederseits ein breites Muskelband, der Musculus collaris, nach vorn, den „Halstheil" des Körpers umgreifend, um sich am Nacken mit seinem Gegenüber in der musculösen Nackenplatte zu vereinigen. Die Unterseite des Kopfknorpels dient der Musculatur der Tentakel zur Insertion.

b) Dibranchiata.

Hier ist das Knorpelskelet viel reicher gegliedert, als bei Nautilus. Diese reichere Gliederung steht jedenfalls, zum Theil wenigstens, in ursächlichem Zusammenhang mit der innerhalb der Dibranchiaten erfolgenden Rudimentation der Schale. Flossen und mit ihnen Flossenknorpel entwickeln sich z. B. nur bei Formen mit innerer, rückgebildeter Schale.

Der Kopfknorpel (Fig. 491) ist überall wohl entwickelt. Er umschliesst alle rings um den Schlund zusammengedrängten centralen Theile des Nervensystems und bildet somit eine hohle, ringförmige Kapsel, die vom Schlunde durchbohrt wird. Fortsätze dieser Kapsel helfen die Augen stützen und bilden zusammen mit selbständigen Augendeckelknorpeln eine Art knorpelige Augenhöhle. An der Basis der vorderen Arme findet sich bei einigen Decapoden ein Armknorpel. Weiter sind zu erwähnen bei den Decapoden die Knorpel der Mantelschliessapparate: der Nackenknorpel im Nacken und die Knorpel des Schliessapparates der Mantelhöhle, von denen früher schon die Rede war. Im Diaphragma, d. h. in der hinteren Wand des Eingeweidesackes, über welche der Mantel herunterhängt und die Mantelhöhle mit ihren Organen bedeckt, findet sich am Trichter bei Decapoden der Diaphragmaknorpel. Schliesslich ist noch des Rückenknorpels Erwähnung zu thun, der besonders bei Sepia stark entwickelt ist. Er liegt an

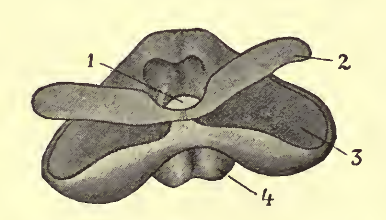


Fig. 491. Kopfknorpel von Sepia, von vorn. 1 Centrale Oeffnung zum Durchtritt des Schlundes, 2 Augendeckelknorpel, 3 Raum für das Auge, 4 knorpelige Gehörkapsel.

der Hinterseite des vorderen, auf den Nacken vorragenden Mantelsaumes und steht zu dem Nackenknorpel in einem ganz ähnlichen Verhältniss, wie beim Schliessapparat der Mantelhöhle der Knorpelvorsprung jederseits am Mantel zum napfförmigen Knorpel jederseits der Trichterbasis. Bei Sepia setzt er sich jederseits in einen Knorpelstab fort, welcher der rechten und linken Kante der Sepiaschale entlang aufsteigt. An der der Mittellinie zugekehrten Seite zeigen die Knorpelstäbe eine Furche, in welche die Schalenkante hineinpasst; oder, mit anderen Worten, sie bilden eine Art Falz um die seitlichen Kanten des Sepiaschulpes herum. Bei Octopoden liegt jederseits am Rücken im Integumente ein Knorpelstreifen, der den Rückenknorpelstäben von Sepia entsprechen dürfte. Vielleicht ist die innere Schale des einzigen Octopoden, bei dem eine solche gefunden worden ist, von Cirrhoteuthis nämlich, in Wahrheit nicht der Decapodenschale homolog, sondern entspricht den in der Medianlinie verschmolzenen Knorpelstreifen von Octopus. Die Aufzählung der Knorpel im Dibranchiatenkörper vervollständigen wir durch die Erwähnung der Knorpel, die bei Decapoden ganz allgemein an der Basis der Flossen liegen, der Flossenknorpel.

Bei der Besprechung der Dibranchiatenmusculatur will ich die Musculatur des Mantels, der Flossen und der Arme nicht eingehend beschreiben, sondern nur erwähnen, dass sich die Mantelmusculatur vorzugsweise an die Schale oder an den Rückenknorpel, die Flossenmusculatur an den Flossenknorpel, die Armmusculatur an die Vorderseite des Kopfknorpels und theilweise, wo ein solcher vorhanden ist, an den Armknorpel anheftet.

Ueber die übrige Musculatur wollen wir uns an der Hand einer schematischen Zeichnung (Fig. 492), die auf Grund einer Beschreibung der Enoploteuthismusculatur entworfen worden ist, orientiren.

Der paarige, starke Depressor infundibuli, Herabzieher des Trichters (1), entspringt jederseits an der Schale (oder am Rückenknorpel) und verläuft nach unten und hinten an die Basis des Trichters und zum Schliessknorpel. Er liefert den grössten Theil der Muskeln der vorderen Trichterwand. Zusammen mit dem Depressor infundibuli entspringt der paarige Retractor capitis lateralis (2), der in den Kopf verläuft und sich an den Kopfknorpel anheftet. Der Retractor

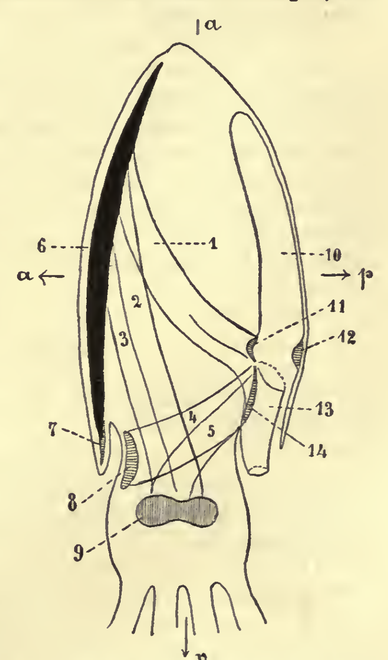


Fig. 492. Schematische Darstellung der wichtigsten Dibranchiatenmusculatur. Körper von der linken Seite. *v* Ventral, *d* dorsal, *a* vorn, *p* hinten, 1 Depressor infundibuli, 2 Retractor capitis lateralis, 3 Retractor capitis medianus. 4 Collaris, 5 Adductor infundibuli, 6 Schale, 7 Rückenknorpel, 8 Nackenknorpel, 9 Kopfknorpel, 10 Mantelhöhle, 11 Schliessknorpel an der hinteren Wand des Eingeweidesackes, 12 gegenüberliegender Schliessknorpel an der Innenwand des Mantels, 13 Trichter (Infundibulum), 14 Diaphragmaknorpel.

Collare ?

capitis medianus (3), ursprünglich paarig, aber meist zu einem Muskel verschmelzend, entspringt an der Hinterseite (Innenseite) der Schale und verläuft ebenfalls in den Kopf, wo er sich an den Kopfknorpel anheftet.

Zunächst verschmelzen nun bei den Dibranchiaten die medianen Kopfretractoren unter sich (Onychoteuthis), dann immer vollständiger auch mit den seitlichen Retractoren (Ommastrephes, Sepioteuthis, Loligo, Sepiola), so dass schliesslich (Sepia) die gesammte Schalenkopfmusculatur eine hinten offene Muskelscheide bildet, welche den unteren, hauptsächlich von der Verdauungsdrüse (Leber) erfüllten Theil der Eingeweidehöhle umschliesst und als musculöse Leberkapsel bezeichnet wird. Indem sich auch der Depressor infundibuli mit seinen vorderen Rändern an den medialen und hinteren Rand der musculösen Leberkapsel anschliesst und mit ihr verwächst, und indem er ferner zahlreiche Muskeln in das Diaphragma ausstrahlen lässt und so das Diaphragma musculare bildet, wird auch die hintere Lücke der musculösen Leberkapsel gänzlich ausgefüllt.

Die ganze musculöse Leberkapsel, alle Muskeln, aus der sie hervorgeht, also die Retractoren capitis und Depressores infundibili, dürften ohne Bedenken als Homologa der Columellarmuskeln der übrigen Mollusken aufgefasst werden können. Wie diese steigen sie von der Schale oder Schalengegend zum Kopfe und zu Theilen des Fusses (Trichter) herunter.

Von weiteren Muskeln des Dibranchiatenkörpers sind noch zu erwähnen die Adductoren (5) des Trichters. Sie entspringen vom Kopfknorpel und ziehen nach oben und hinten zum Trichter. Ein starker Muskel ist schliesslich der Collaris (4), der aus der Trichterwand rechts und links nach vorn zieht und sich an die Seitenränder des Nackenknorpels anheftet. Bei den Octopoden und Sepiola, wo eine gelenkige Kopfnackenverbindung und mit ihr ein Nackenknorpel fehlt, zieht der Collaris ohne Unterbrechung sattelartig über den Nacken hinweg und bildet um den Halstheil des Körpers herum einen geschlossenen Ring.

XIII. Nervensystem.

Als Einleitung diene das in Abschnitt II über das Nervensystem der Mollusken Gesagte.

A) Amphineura.

Die wichtigsten Eigenthümligkeiten des vergleichend-anatomisch bedeutungsvollen Nervensystems der Amphineuren lassen sich kurz dahin zusammenfassen:

1) Die Ganglienzellen finden sich **nicht** oder **nicht bloss** in Ganglienknoten localisirt.

2) Den Körper durchziehen von vorn nach hinten 4 Nervenstämme. Diese enthalten nicht nur Nervenfasern, sondern sind in ihrer ganzen Länge auch mit Ganglienzellen besetzt. Man könnte sie also passender Markstämme nennen. Sie müssen zum Centralnervensystem gerechnet werden. Von diesen 4 symmetrischen Markstämmen verläuft ein Paar seitlich am Körper, die Lateral- oder Pleurovisceralstämme, ein zweites Paar ventral am Körper, die Fuss- oder Pedalstränge. Vorn vereinigt sich jederseits der Visceral- mit

dem Pedalstrang. Die so jederseits vereinigten Längsstämme stehen durch einen vor und über dem Schlunde quer verlaufenden, ganglienzellenhaltigen Strang, den oberen Cerebralhalbring, in Verbindung. Die Pleurovisceralstämme gehen hinten über dem Enddarm schlingenförmig in einander über. Die Pedalstränge stehen sowohl unter sich, als mit den Pleurovisceralsträngen durch Anastomosen in Verbindung, so dass das Nervensystem auffallend an das Strickleiternervensystem mancher Turbellarien und Trematoden erinnert.

a) Chitonidae (Fig. 493 und 435). Das Nervensystem von Chiton wurde der vorstehenden schematischen Darstellung zu Grunde gelegt. Die typischen Ganglien des Centralnervensystems der Mollusken sind hier in der That noch nicht als durch Commissural- und Connectivnerven verbundene Knoten gesondert, sondern es sind — was wahrscheinlich als ursprüngliches Verhalten aufzufassen ist — die Ganglienzellen gleichmässig auf die Connective und Commissuren vertheilt, so dass der obere Schlundhalbring den Cerebralganglien mitsammt der sie verbindenden Commissur entspricht, und die Pedalstränge den ganzen centralen Theil des Fussnervensystems, die Pleurovisceralstränge den centralen Theil des visceralen, pallealen und branchialen Nervensystems enthalten. Nur bei einer einzigen Chitonart (Chiton rubicundus) kommen im oberen Schlundhalbring zwei einander in der Mittellinie genäherte Ganglienknoten (Cerebralganglien) vor.

Wir wollen nun das Nervensystem der Chitonen etwas näher betrachten und successive ins Auge fassen: 1) die Anordnung des Schlundringes und der Markstämme; 2) die peripheren Ganglien; 3) die Nerven des Strickleiternervensystems; 4) die vom Centralnervensystem (Schlundring und Markstämme) abgehenden Nerven.

1) Form und Anordnung des Centralnervensystems. Der Visceralstrang zieht jederseits in der seitlichen Leibeswand über der Kiemenfurche nach hinten, um über dem After in den der anderen Seite überzugehen. Die Pedalstränge verlaufen im dorsalen Theile der Fussmusculatur einander ziemlich genähert von vorn nach hinten, um am Anfang des Afterdarms zu endigen, ohne dass sie in einander übergehen. Der Schlundring besteht zunächst aus dem schon erwähnten oberen Halbring, welcher in Folge der besonderen Gestalt des Chitonkörpers in derselben Ebene wie die beiden Visceralstränge liegt. Hinten theilt sich jeder Schenkel dieses Halbrings in den Pedal- und in den Pleurovisceralstrang der betreffenden Körperseite. An der Stelle, wo der Pedalstrang aus dem oberen Schlundhalbring entspringt, spaltet sich von ihm mit verdickter Basis nach innen ein Strang ab, welcher sich hinter dem Munde mit seinem Gegenüber zum unteren Schlundhalbring verbindet. Unterer und oberer Schlundhalbring bilden zusammen den geschlossenen Schlundring.

2) Ausser diesem centralen Nervensystem existiren noch periphere Ganglien, die mit ihm durch Nerven (Stränge, die nur aus Nervenfasern bestehen) verbunden sind.

a) Die Buccalganglien bilden zusammen eine hufeisenförmige Ganglienmasse unter dem Oesophagus, die jederseits durch ein Cerebrobuccalconnectiv mit dem verdickten Theile des unteren Schlundrings verbunden ist. Die Buccalganglienmasse zerfällt bei Ch. rubicundus in zwei

paarige und ein unpaares Ganglion, die mit einander durch Connective verbunden sind. Die Buccalganglien innerviren den Oesophagus bis zum Magen und das Mundloch.

b) Aus dem unteren Schlundhalbring entspringt etwas nach innen vom Buccalconnectiv ein Nerv (Subradularconnectiv), welcher nach vorn und innen zu den beiden Subradularganglien geht, die in dem auf

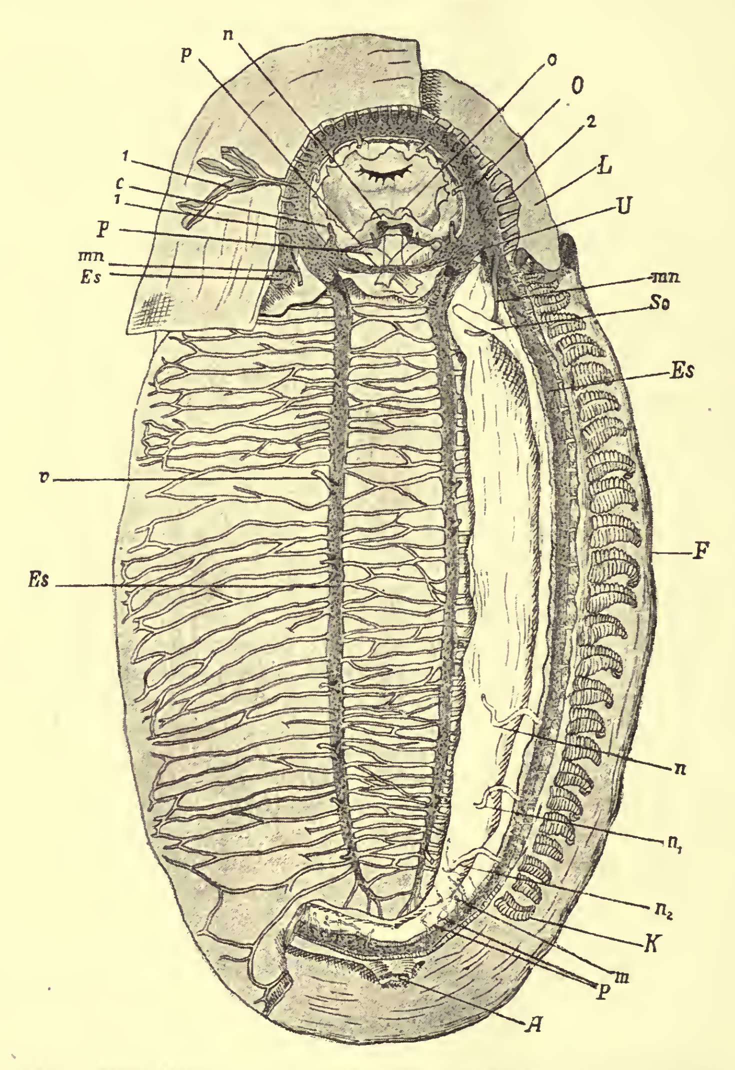


Fig. 493. **Nervensystem von Chiton siculus**, nach Béla Haller. Auf der rechten Seite der Mantel entfernt. In der Mitte und links der obere Theil des Fusses weggetragen, um das Fussnervensystem blosszulegen. *F* Fuss, *K* letzte Kieme, *A* After, *O* obere, *U* untere Hälfte des Schlundringes, 1 und 2 Nerven des Schlundringes, *c* Connectiv zu den vorderen Eingeweideganglien, *p* Connectiv zu den Ganglien des Subradularorganes *n*, *Es* Pleurovisceral- und Pedalstränge, *mn* Magennerv, *So* Ansatzstelle des Sphincter oris, *n*, n_1, n_2 Nierennerven, *m* Mantelnerven, *p* (rechts unten in der Figur) Herznerven, *v* ein dorsaler Nerv eines Pedalstranges. Man sieht die Commissuren zwischen den Pedalsträngen und die von letzteren nach aussen abgehenden Nerven.

dem Boden der Mundhöhle unter der Radula liegenden Subradularorgan liegen. Beide Ganglien sind durch eine kurze Commissur verbunden.

c) Zwei kleine, durch eine feine Commissur verbundene Magenganglien liegen am Vorderende des Magens und stehen jederseits mit dem Vorderende des Visceralstranges durch ein längeres Connectiv in Verbindung.

3) Die Nerven des Strickleiternervensystems. Die beiden Pedalstränge stehen in ihrer ganzen Länge durch anastomosirende Commissuren in Verbindung, von denen aber keine Nerven an die Fussmusculatur abgehen. Bei Chiton rubicundus stehen auch die Visceralstränge mit den Pedalsträngen durch zahlreiche Connective in Zusammenhang, die bei anderen Chitonarten zu fehlen oder auf eine einzige vordere oder hintere Anastomose reducirt zu sein scheinen.

4) Die vom Centralnervensystem abgehenden Nerven.

a) Nerven des Schlundrings. Zahlreiche Nerven entspringen aus dem oberen oder cerebralen Theile des Schlundrings und innerviren den Kopftheil des Mantels, die Schnauze, die Oberlippe, die Unterlippe, die Geschmacksknospen an der unteren Mundwand und die Musculatur der Buccalmasse. Der untere Theil des Schlundrings giebt ausser den Connectiven zu den Buccal- und Subradularganglien aus seinem Mittelstück noch ein Paar in den Boden der Mundhöhle verlaufende Nerven ab.

b) Nerven der Pleurovisceralstränge. Jeder Pleurovisceralstrang giebt an jede Kieme zwei Nerven ab. Ausserdem entspringen aus den Visceralsträngen zahlreiche Mantelnerven und in ihrem hinteren Theile Nerven, die in die Leibeshöhle, wahrscheinlich an die Nieren und an das Herz abgehen.

c) Nerven der Pedalstränge. Die Pedalstränge entsenden jederseits nach aussen etwa 7—8 Nerven zur lateralen Körpermusculatur, besonders zahlreiche Nerven aber (äussere und innere Fussnerven) nach unten in die Fussmusculatur. Diese Fussnerven verästeln sich erheblich und bilden, miteinander anastomosirend, ein wahres Nervennetzwerk im Fusse.

b) Solenogastres. Das Centralnervensystem der Solenogastren unterscheidet sich von demjenigen der Chitonen vornehmlich durch die Tendenz zur Bildung von Ganglienknoten, wobei aber trotzdem die Pedal- und Pleurovisceralstränge in ihrer ganzen Länge ihren Besatz mit Ganglienzellen beibehalten. Fig. 494 erläutert in übersichtlicher Weise den Bau des Nervensystems von Proneomenia Sluiteri. Die in der Mittellinie verschmolzenen Cerebralganglien sind sehr voluminös. An den Markstämmen, sowohl an den Pleurovisceral-, wie an den Pedalsträngen lassen sich Ganglienanschwellungen unterscheiden. Wir unterscheiden: 1) 3 Paar hintere Visceralganglien, hinten im Körper; 2) zwei vordere Pedalganglien.

Die hinteren Visceralganglien sind mit einander durch quer über dem Enddarm verlaufende Stränge verbunden, welche wenigstens theilweise der Schlinge entsprechen, durch welche bei Chiton die beiden Visceralstränge hinten in einander übergehen.

Durch einen starken Querstrang sind die zwei vorderen Pedalganglien miteinander verbunden. Dieser Querstrang dürfte der ventralen Hälfte des Schlundringes von Chiton entsprechen.

Ausserdem sind sowohl die Pleurovisceralstränge mit den Pedalsträngen als die letzteren unter sich in ihrer ganzen Ausdehnung durch quere Connective verbunden, und auch die beiden Pleurovisceralstränge sind durch dorsale, bogenförmig verlaufende Quercommissuren verknüpft[1]).

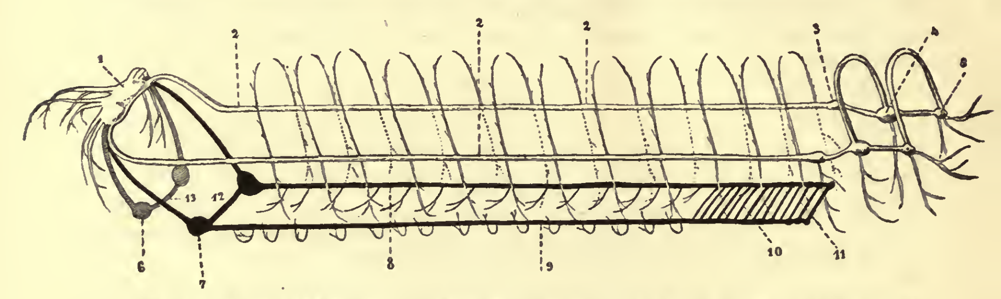


Fig. 494. **Nervensystem von Proneomenia Sluiteri,** Originalzeichnung von J. HEUSCHER. 1 Cerebralganglien, 2 Pleurovisceralstränge, 3, 4, 5 hintere Ganglien der Pleurovisceralstränge, 6 Sublingualganglien, 7 vordere Pedalganglien, 8 rechter Pedalstrang, 9 linker Pedalstrang, 10, 11 starke hintere Commissuren zwischen den Pedalsträngen, 12 vordere Pedalcommissur, 13 Sublingualcommissur.

Jederseits entspringt vom Cerebralganglion ein Nerv, welcher zu einem jederseits unter dem Pharynx, hinter der Radulascheide gelegenen Ganglion, dem S u b l i n g u a l g a n g l i o n geht, das mit seinem Gegenüber durch eine kurze Quercommissur verbunden ist. Diese Sublingualganglien entsprechen wahrscheinlich den Buccalganglien von Chiton.

D o n d e r s i a ist besonders deshalb bemerkenswerth, weil bei dieser Form die Pedalstränge in regelmässigen Abständen, und besonders deutlich im vorderen Körpertheil, zu Ganglienknoten anschwellen. Die ebenso regelmässig sich wiederholenden Quercommissuren zwischen den Pedalsträngen und die Connective zwischen Pedal- und Visceralsträngen gehen von diesen Ganglienknoten ab.

Bei L e p i d o m e n i a h y s t r i x kommt in jedem Längsstamm (sowohl in den Pleurovisceral-, als in den Pedalsträngen) vorn und hinten ein Ganglion vor, das mit seinem Gegenüber durch eine Quercommissur verbunden ist.

Bei N e o m e n i a und C h a e t o d e r m a sind keine Connective zwischen den Visceral- und Pedalsträngen beobachtet worden, bei C h a e t o d e r m a fehlen nach den vorliegenden Beobachtungen auch die Commissuren zwischen den Pedalsträngen. Bezüglich Chaetoderma ist ferner noch zu bemerken, dass jederseits Pedalstrang und Visceralstrang sich hinten im Körper zu einem Strange vereinigen, der über der Cloake durch einen Querstrang in den der gegenüberliegenden Seite übergeht.

B) G a s t e r o p o d a.

Das Nervensystem der Gasteropoden ist vergleichend-anatomisch in hohem Grade interessant. Was ihm dieses hohe Interesse verleiht, ist, um es hier gleich zu sagen, die bei den P r o s o b r a n c h i e r n bestehende K r e u z u n g der P l e u r o v i s c e r a l c o n n e c t i v e, welche in diesem Abschnitt eingehender besprochen werden soll.

---

1) Diese Connective und Commissuren scheinen aber nicht ununterbrochen von dem einen Markstrang zum andern zu ziehen.

Typisch besteht das Gasteropodennervensystem aus jenen Theilen, die wir grösstentheils schon bei der Darstellung der schematischen Molluskenorganisation erwähnt haben, nämlich:

1) Zwei Cerebralganglien neben oder über dem Schlunde, die mit einander durch eine Cerebralcommissur verbunden sind.

2) Zwei Pedalganglien unter dem Schlunde, die mit einander durch eine quere Pedalcommissur und mit den Cerebralganglien durch zwei Cerebropedalconnective verbunden sind.

Die Cerebralganglien und Pedalganglien mit den zugehörigen Commissuren und Connectiven bilden zusammen einen den Schlund umgebenden Ring, der dem Schlundring der Annulaten und Arthropoden vergleichbar ist.

3) Zwei Pleural- oder Pallealganglien (zwischen Cerebral- und Pedalganglien), die mit den Cerebralganglien durch zwei Cerebropleural-, mit den Pedalganglien durch zwei Pleuropedalconnective zusammenhängen.

4) Ein einfaches oder mehrfaches unter dem Darme liegendes Visceralganglion, welches mit den Pleuralganglien durch zwei Pleurovisceralconnective verbunden ist.

5) Im Verlaufe eines jeden Pleurovisceralconnectives tritt fast immer ein Ganglion auf. Diese Ganglien mögen als Parietalganglien bezeichnet werden. Das Parietalganglion theilt das Pleurovisceralconnectiv in zwei Theile, ein vorderes, das Pleuroparietalconnectiv, und ein hinteres, das Visceroparietalconnectiv.

Die Cerebral-, Pedal- und Pleuralganglien sind mit zu vernachlässigenden Ausnahmen bei allen Gasteropoden symmetrisch zur Medianebene angeordnet. Für die Pleurovisceralconnective und ihre Ganglien jedoch lässt sich dies nur bei einem Theile der Gasteropoden sagen. Die Pleurovisceralconnective mit ihren Ganglien sind in der That nur bei den Opisthobranchiaten (incl. Pteropoden) und den Pulmonaten in dem Sinne symmetrisch, dass das rechte Connectiv mit seinem Ganglion ganz auf der rechten, das linke ganz auf der linken Seite des Thieres liegt. Die Opisthobranchier und Pulmonaten sind euthyneure Gasteropoden.

Bei den Prosobranchiern sind die Pleurovisceralconnective in dem Sinne asymmetrisch angeordnet, dass sie einander kreuzen, und zwar derart, dass das vom rechten Pleuralganglion entspringende Connectiv über dem Darm hinweg auf die linke Seite hinüberzieht, bevor es das Visceralganglion erreicht, während umgekehrt das vom linken Pleuralganglion ausgehende Connectiv unter dem Darm hinweg nach der rechten Seite hin verläuft. In Folge dieser Kreuzung wird das Parietalganglion des vom rechten Pleuralganglion stammenden Connectives zu einem Supraintestinalganglion — es liegt auf der linken Seite — und das Parietalganglion des vom linken Pleuralganglion kommenden Connectives wird zum Subintestinalganglion — es liegt auf der rechten Seite. — Die Prosobranchier sind streptoneure Gasteropoden.

Innervationsgebiete der verschiedenen Ganglien.

1) Die Cerebralganglien innerviren die Augen, die Gehörorgane, die Tentakeln, die Schnauze oder den Rüssel, die Lippen, die Bewegungsmuskeln des Rüssels und der Buccal-

masse und die an der Basis der Schnauze liegende Körperwand. Auch dann, wenn die Gehörorgane in unmittelbarer Nähe der Pedalganglien sich befinden oder ihnen sogar dicht anliegen, erhalten sie ihren Nerven vom Cerebral- und nicht vom Pedalganglion.

2) Die Pedalganglien liefern die Nerven für die Musculatur des Fusses und gelegentlich (Patella) auch des Spindelmuskels.

3) Die Pleuralganglien innerviren besonders den Mantel, den Spindelmuskel und die hinter dem Kopf liegende Leibeswand.

4) Die Parietalganglien liefern die Nerven für die Ctenidien (Kiemen), das Osphradium und theilweise auch für den Mantel.

5) Die Visceralganglien innervieren die Eingeweide. Auch die Connective und Commissuren können Nerven abgeben, die zum Innervationsgebiet der benachbarten Ganglien gehören.

6) Die weiter unten zu besprechenden Buccalganglien innerviren die Muskeln des Pharynx, die Speicheldrüsen, den Oesophagus, die vordere Aorta etc.

Vergleichen wir das typische Nervensystem der Gasteropoden mit demjenigen der Amphineuren, so ergeben sich folgende Homologien:

1) Die Cerebralganglien der Gasteropoden entsprechen dem Schlundringe von Chiton mit Ausnahme des mittleren Stückes seiner unteren Hälfte; sie entsprechen den Cerebralganglien der Solenogastres.

2) Die Pedalganglien der Gasteropoden entsprechen den zu je einem Ganglion concentrirten Pedalsträngen der Amphineuren. Sehr instructiv sind in dieser Beziehung die Diotocardier, d. h. die ursprünglicheren Prosobranchier, indem sich bei diesen die Pedalganglien nach hinten in zwei ächte, wie bei den Amphineuren durch Quercommissuren verbundene Pedalstränge fortsetzen.

Schwieriger gestaltet sich ein Vergleich der Pleural-, Parietal- und Visceralganglien der Gasteropoden. Am meisten berechtigt erscheint die Auffassung, dass dieser ganze Gangliencomplex mitsammt seinen Connectiven den Pleurovisceralsträngen von Chiton entspricht. Der Innervationsbezirk ist identisch: Mantel, Ctenidien, Osphradien (Chiton?), Eingeweide. Ist diese Auffassung richtig, so hat man sich

3) die Pleuralganglien so entstanden zu denken, dass sich der palleale Ganglienzellentheil der Pleurovisceralstränge von Chiton auf ihr vorderes Ende, da wo sie aus dem Schlundring entspringen, zu einem Ganglion concentrirt hat, welches noch dem Seitentheil des Schlundringes angehört. Weichen nun die beiden Theile jeder Schlundringseite, der cerebropedale und der pleurale, auseinander, wobei zugleich am Schlundring die Cerebral- und Pedalganglien stärker als solche sich individualisiren, so kommt jederseits ein doppeltes Cerebropedalconnectiv zu Stande. Das eine zeigt in seinem Verlaufe kein Ganglion — es ist das wahre Cerebropedalconnectiv der Gasteropoden. In den Verlauf des zweiten aber ist das Pleuralganglion eingeschaltet, aus welchem immer noch die Visceralstränge entspringen und welches dieses zweite Connectiv in ein Cerebropleural- und in ein Pleuropedalconnectiv zerlegt.

4) Chiton hat zahlreiche Kiemen jederseits, von denen jede 2 Nerven aus dem nahen Pleurovisceralstrange bezieht. Die Gasteropoden haben höchstens zwei Kiemen, eine rechte und eine linke. Dem entsprechend

dürfte sich der den Kiemennerven zukommende Antheil Ganglienzellen der Pleurovisceralstränge jederseits auf ein zu einer Kieme gehöriges Ganglion reducirt haben. Entstehung der Parietalganglien. Der zwischen dem Pleural- und dem Parietalganglion gelegene Theil eines jeden Pleurovisceralstranges wird zu einem ganglienzellenlosen Pleuroparietalconnectiv.

5) Für das oder die Visceralganglien der Gasteropoden existirt bei Chiton kein Homologon, und hierin besteht die grösste Schwierigkeit des Vergleiches. Bei den Amphineuren gehen die Pleurovisceralstränge hinten über dem Darm ineinander über; bei allen übrigen Mollusken liegt diese Verbindungsstelle (eben das Visceralganglion) unter dem Darm.

Bemerkenswerth ist das Verhalten von Proneomenia, wo sich diese hinteren Commissuren zwischen den Pleurovisceralsträngen nur als stärker entwickelter Theil eines allgemeinen Commissurensystems darstellen.

Entstehung der Kreuzung der Pleurovisceralconnective (Chiastoneurie) (Fig. 495—498).

Die merkwürdige Chiastoneurie der Prosobranchier hat verschiedene Erklärungsversuche hervorgerufen, von denen hier einer, der, wenn auch nicht ganz, so doch in hohem Maasse befriedigt, dargelegt werden soll.

Wir müssen von einer supponirten Stammform ausgehen, die vollständig, auch im Nervensystem, symmetrisch war und etwa die Organisation unseres schematischen Urmolluskes besass. Diese Organisation stimmt in den meisten wichtigen Punkten mit der der heutigen Chitonen sehr überein. Doch haben wir uns vorzustellen, dass hinten jederseits nur eine Kieme vorhanden ist.

Es ist ferner im Auge zu behalten, dass die Parietalganglien die Kiemen und das Osphradium innerviren, dass sie also innig an diese Organe geknüpft sind.

Die Gasteropodenstammform mag von einem schmalen Mantelsaum umsäumt gewesen sein, der nur hinten breiter war, d. h. hier eine etwas tiefere Mantelhöhle bedeckte, welche den pallealen Organcomplex barg: in der Mittellinie den After, rechts und links davon das Ctenidium mit dem Osphradium, zwischen Ctenidium und After jederseits die Nephridialöffnung.

Lassen wir jetzt diesen pallealen Organcomplex seine Lage verändern und von hinten der rechtsseitigen Mantelfurche entlang allmählich nach vorn sich verschieben, so zieht jedes Ctenidium sein Parietalganglion mit sich. Mit der Verschiebung des pallealen Complexes verschiebt sich auch das Herz und seine beiden Vorhöfe, die an die Ctenidien gebunden sind.

Wenn der palleale Organcomplex auf der rechten Seite noch wenig weit nach vorn gerückt ist, so sind die Pleurovisceralconnective noch nicht gekreuzt, sondern nur auf die rechte Seite verschoben (Fig. 496). Auf diesem Stadium stehen (wenigstens scheinbar) die Tectibranchier unter den Opisthobranchiaten, nur dass sie schon auf diesem Stadium das ursprünglich linke Ctenidium und damit auch den ursprünglich linken Vorhof des Herzens verloren hätten (Fig. 427, p. 599).

Geht nun die Verschiebung weiter, schiebt sich der palleale Complex, immer in der Mantelfurche, ganz nach vorn (Fig. 497, 498), bis er schliesslich vorn über und hinter dem Nacken, wieder symmetrisch zu liegen kommt, so liegt dann das ursprünglich linke Ctenidium rechts, das

ursprünglich rechte Ctenidium links in der vorderständigen Mantelhöhle. Das ursprünglich rechte Ctenidium aber hat dabei sein Parietalganglion über den Darm hinweg auf die linke Seite hinübergezogen. Letzteres wird zum Supraintestinalganglion. Das ursprünglich linke Ctenidium hingegen hat sein Parietalganglion unter dem Darm hinweg auf die rechte Seite hinübergezogen. So ist aus diesem Ganglion das Subintestinalganglion geworden. Die Connective, in denen diese Ganglien liegen, die Pleurovisceralconnective, kreuzen sich jetzt; die Chiastoneurie ist gebildet. Das Visceralganglion, in welches die beiden Connective hinten einmünden, liegt nach wie vor unter dem Darme.

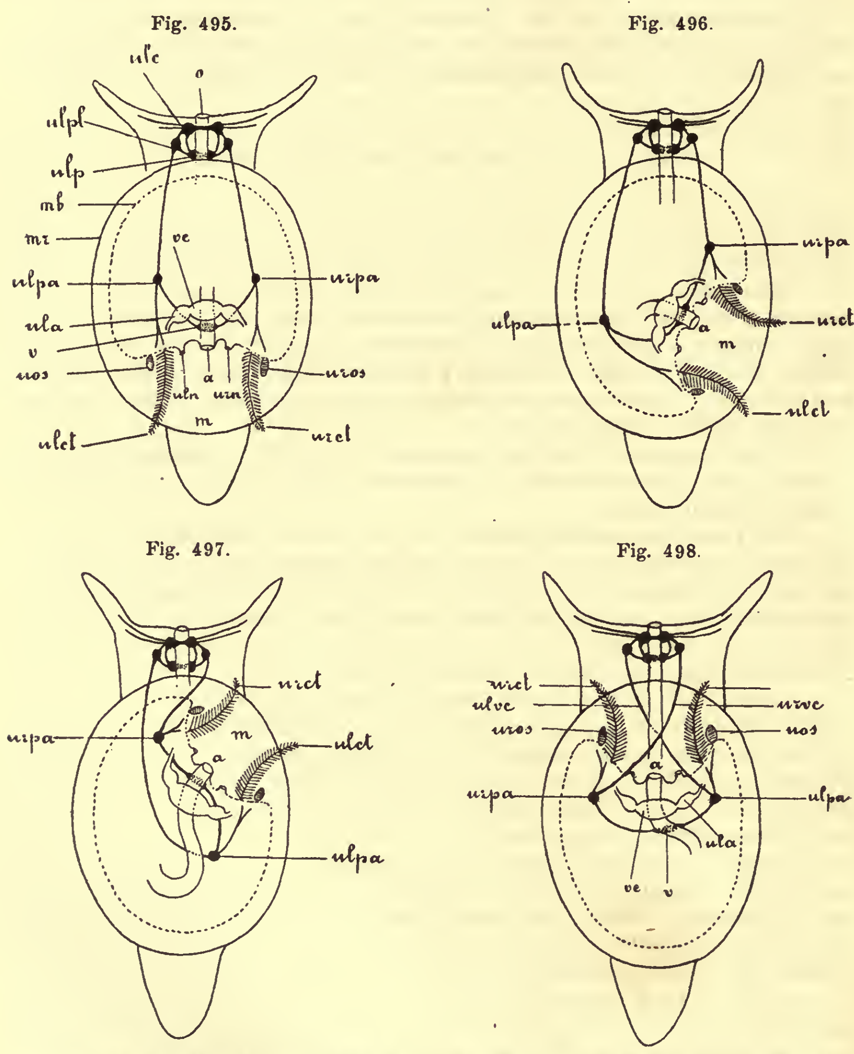


Fig. 495, 496, 497, 498. Schematische Figuren zur Veranschaulichung der Verlagerung des Pallealcomplexes von hinten nach vorn, der rechten Körperseite entlang. Ausbildung der Chiastoneurie. Bedeutung der Buchstabenbezeichnungen wie in **Fig. 423, p. 593.**

Es braucht nicht noch besonders betont zu werden, dass die Inversion auch das Herz mit seinen Vorkammern, die Osphradien und die Nephridialöffnungen betrifft.

Wenn nun auch die Erklärung der Chiastoneurie durch die besprochene Verschiebung des pallealen Organcomplexes befriedigt, so ist dabei doch sofort zu betonen, dass die Verschiebung selbst vor der Hand nicht erklärt ist. Es müsste die Ursache, der Grund der Verschiebung nachgewiesen werden (vergl. Abschnitt XIV, p. 726).

Specielles über das Nervensystem der Gasteropoden.

I. Prosobranchiata. a) Diotocardia. Diese bilden die ursprünglichste Gruppe der Gasteropoden. Die Ganglien sind noch nicht scharf abgegrenzt, hierin erinnern sie noch an die Amphineuren. Die Gehirnganglien sind durch eine vorn über den Pharynx verlaufende, lange Cerebralcommissur und durch eine vorn unter dem Schlunde verlaufende Labialcommissur verbunden. Die nicht scharf gesonderten Buccalganglien bilden zusammen eine hufeisenförmige Figur und sind jederseits durch ein Connectiv mit der verdickten Wurzel der Labialcommissur verbunden. Die Pleuralganglien liegen den Pedalganglien dicht an, so dass gesonderte Pleuropedalconnective nicht zu unterscheiden sind. Die Pedalcommissur ist sehr kurz und enthält Ganglienzellen. Von den beiden Pedalganglien entspringen zwei lange, im Fuss nach hinten ziehende Pedalstränge, welche in ihrer ganzen Länge Ganglienzellen enthalten und durch Quercommissuren verbunden sind. Diese Pedalstränge mit ihren Quercommissuren weisen also dieselben Verhältnisse, wie bei den Amphineuren, auf. Die Pedalstränge innerviren die Musculatur des Fusses und das Epipodium. Es findet sich nur ein nicht scharf abgegrenztes Visceralganglion, welches mit den Pleuralganglien durch zwei in typischer Weise gekreuzte Pleurovisceralconnective in Verbindung steht. Nur bei Fissurella findet sich ein in das supraintestinale Pleurovisceralconnectiv eingeschaltetes Supraintestinalganglion. Sonst findet sich bei den Diotocardiern an der Stelle, wo der starke Kiemennerv von dem Pleurovisceralconnectiv abgeht, kein Ganglion. Dagegen bildet dieser Nerv ein Ganglion dicht unter dem Osphradium, an der Kiemenbasis das Branchialganglion. Wo jederseits ein Ctenidium oder auch bloss ein Osphradium vorhanden ist, findet sich jederseits ein Branchialganglion; wo nur die linke (ur) Kieme sich erhält (Turboniden, Trochiden), findet sich nur das linke Branchialganglion. Da im Allgemeinen den Diotocardiern Parietalganglien, den Monotocardiern aber Branchialganglien fehlen, so hat man auch die Branchialganglien der Diotocardier als von der Pleurovisceralcommissur weg- und an die Kiemenbasis gerückte Intestinalganglien betrachtet, eine Auffassung, für die Manches spricht. Da indessen Fissurella sowohl ein Supraintestinal-, als ein linkes Branchialganglion besitzt, so müsste man annehmen, dass sich hier ein ursprünglich einheitliches Ganglion in zwei getheilt habe.

Immer steht der symmetrische Mantelnerv (derjenige, der aus dem Pleuralganglion entspringt) mit dem asymmetrischen Mantelnerven (der aus dem Parietalganglion der betreffenden Seite oder aus dem Pleuroparietalconnectiv entspringt) der nämlichen Körperseite durch eine Mantelanastomose in Verbindung.

Die Neritidae und Helicinidae zeigen in ihrem Nervensystem

eigenthümliche Verhältnisse, die sich kurz so charakterisiren lassen, dass ihnen das supraintestinale Pleurovisceralconnectiv mit dem entsprechenden Ganglion fehlt.

Docoglossa. Das Nervensystem von Patella (Fig. 499) unterscheidet sich von dem typischen Nervensystem der übrigen Diotocardier im Wesentlichen nur dadurch, dass das Pleuralganglion durch ein deutliches Pleuropedalconnectiv vom Pedalganglion getrennt ist.

b) Monotocardier (Fig. 500). Die Parietalganglien sind immer vorhanden. Die Cerebralcommissur ist kurz und liegt hinter dem Pharynx. Die Labialcommissur fehlt (excl. Paludinidae, Ampullaridae). Pedalstränge und Quercommissuren fehlen (excl. die Architaenioglossa: Paludinidae, Cyclophoridae, Cypraeidae). Die Zahl der Visceralganglien variirt von 1—3.

Unsere besondere Aufmerksamkeit verdient die fortschreitende Ausbildung der sogenannten Zygoneurie. Schon bei den Diotocardiern existirt eine Anastomose zwischen dem symmetrischen und dem asymmetrischen Mantelnerven jederseits, die Mantelanastomose. Wenn diese Anastomose an den beiden Mantelnerven einer Seite sich bis zu ihrem Ursprung, d. h. bis zu den Ganglien, aus denen diese Mantelnerven entspringen, verschiebt, so wird sie zu einem Mantelconnectiv, welches das Pleuralganglion der einen Körperseite mit dem Intestinalganglion der nämlichen Seite verbindet. Es entsteht also ein neues, accessorisches Pleurointestinalconnectiv, welches aber im Gegensatz zu dem schon bestehenden asymmetrischen gedrehten ein symmetrisches ungedrehtes ist. Die Zygoneurie besteht eben in dem Auftreten eines solchen Mantelconnectives. In der grossen Mehrzahl der Fälle, in denen die Zygoneurie auftritt, ist sie eine rechtsseitige (einige Rostrifera, nämlich ein Theil der Cerithiidae, Ampullariidae, Turitellidae, Xenophoridae, Struthiolariidae, Chenopidae, Strombidae, Calyptraeidae, ferner alle Proboscidifera siphonostomata und alle Stenoglossa). Seltener ist die Zygoneurie eine linksseitige (Ampullariidae, einige Crepidulidae, Naticidae, Lamellariidae, Cypraeidae). Bei den übrigen Prosobranchiern kommt jederseits, wie bei den Diotocardiern, nur eine Mantelanastomose vor; man sagt dann, das Nervensystem sei dialyneur.

Fig. 499. Nervensystem von Patella. Die Figur ist nach Zeichnungen von PELSENEER und BOUVIER combinirt. 1 Cerebralganglion, 2 Cerebralcommissur, 3 Labialganglion, 4 Buccalganglion, 5 Cerebropleuralconnectiv, 6 Cerebropedalconnectiv, 7 Nervus acusticus, 8 Gehörbläschen, 9 Pleuralganglion, 10 Pedalcommissur, 11 rechtes, 12 linkes Osphradium, 13 Visceralganglion, 14 Supraintestinalganglion, 15 Pedalstränge, 16 Andeutung eines Subintestinalganglions.

Schliesslich ist noch die mit der Ausbildung der Zygoneurie gleichen Schritt haltende, fortschreitende Concentration des centralen Nervensystems der Monotocardier zu betonen. Die Connective, welche die verschiedenen Ganglien miteinander verbinden, verkürzen sich immer mehr, so dass man schliesslich vorn am Schlunde einen Haufen von Ganglien antrifft, es sind dies die einander sehr genäherten Cerebral-, Pleural-, Pedal-, Subintestinal- und Supraintestinalganglien, zu denen sich noch die kleinen Buccalganglien gesellen. Nur die Visceralganglien bleiben im Eingeweidesack zurück.

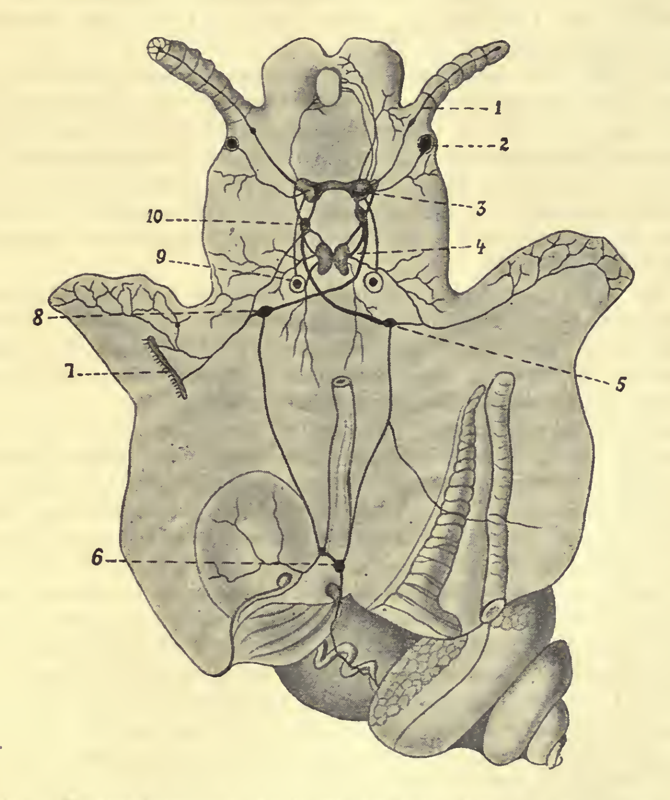


Fig. 500. Nervensystem von Cyclostoma elegans, nach LACAZE-DUTHIERS. 1 Tentakelnerv, 2 Auge, 3 Cerebralganglion, 4 Pedalganglion, 5 Subintestinalganglion, 6 Visceralganglion, 7 Osphradium, 8 Supraintestinalganglion, 9 Gehörbläschen, 10 Pleuralganglion.

Das Nervensystem der Heteropoden bedarf einer erneuten genauen Untersuchung. Doch ist nach den vorliegenden Beobachtungen so viel sicher, dass sie gekreuzte Visceralconnective haben, also Prosobranchier sind und zwar, wie die übrige Organisation zeigt, Monotocardier. Die Cerebralganglien und die Pedalganglien (Pleuropedalganglien?) sind weit von einander entfernt, so dass die Cerebropedalconnective sehr lang sind.

II. Opisthobranchiata. Das die typischen Gasteropodenganglien aufweisende Nervensystem ist in doppelter Weise charakterisirt, erstens durch das Fehlen der Chiastoneurie, d. h. die ungekreuzten Pleurovisceral-

connective, und zweitens durch die ausgesprochene Tendenz zur Concentration der Ganglien um das hintere Ende des Pharynx herum.

a) Tectibranchiata. Gewöhnlich existirt nur das rechte Parietalganglion (bei Actaeon auch das linke). Aus ihm entspringt ein Nerv, welcher vorwiegend das Ctenidium, das Osphradium und den Mantel innervirt und an der Basis der Kieme ein Branchialganglion bildet. Eine zarte, unter dem Pharynx der Pedalcommissur entlang verlaufende untere Cerebralcommissur, der Labialcommissur der Diotocardier vergleichbar, ist vielfach nachgewiesen.

Wir wollen zwei Typen von Tectibranchiern herausgreifen: Bulla als Vertreter der Cephalaspidea, und Aplysia als Vertreter der Anaspidea (Aplysiidae).

Beistehende Fig. 501 stellt das Nervensystem von Bulla hydatis dar. Sie bedarf keiner eingehenderen Erklärung. Nur drei Punkte mögen hervorgehoben werden: 1) Die Pleuralganglien sind unter Verkürzung des Cerebropleuralconnectives ganz dicht an die Cerebralganglien herangerückt. (Bei Actaeon sind sie sogar mit ihnen verschmolzen, äusserlich nicht unterscheidbar.) 2) Es existiren 3 Visceralganglien. 3) Die Commissuren sind relativ lang. 4) Von den Pedalganglien aus werden auch die Parapodien innervirt.

Es ist ferner noch zu bemerken, dass bei manchen Cephalaspidea kein gesondertes rechtes Parietalganglion existirt. Dasselbe scheint ganz nahe an das rechte Pleuralganglion hinangerückt oder mit demselben verschmolzen zu sein, so dass dann der zum Branchialganglion gehende Nerv direct vom rechten Pleuralganglion entspringt.

Das Nervensystem der Pteropoda thecosomata, die wir von Cephalaspiden herleiten, stimmt im Allgemeinen mit dem Nervensystem dieser letzteren überein, besonders darin, dass die Pleuralganglien dicht an die Cerebralganglien herangerückt oder mit ihnen verschmolzen sind. Es sind die Pleurovisceralconnective so stark verkürzt, dass die in ihrem Verlaufe liegenden Ganglien dicht an die Cerebral- und Pedalganglien herangerückt sind. Gewöhnlich sind zwei solcher Ganglien vorhanden (das rechte Parietal- und ein Visceralganglion?), seltener drei (zwei Intestinal- und ein Visceralganglion?). Die Pedalganglien innerviren auch die den Parapodien der Cephalaspidea entsprechenden Flossen.

Aplysia (Fig. 502) als Vertreter der Anaspidea: Die beiden Cerebralganglien sind in der Mittellinie dicht aneinander gerückt. Im Gegensatz zu den Cephalaspidea liegen die Pleuralganglien in nächster Nähe der Pedalganglien, so dass die Pleuropedalconnective stark verkürzt sind. Die Pedalcommissur ist doppelt, die vordere Commissur ist relativ kurz und dick, die hintere länger und dünn. Von den Pleuralganglien ziehen die langen Pleurovisceralconnective nach hinten, um in zwei aneinander gelagerte Ganglien einzumünden. Das rechte stellt das rechtsseitige Parietalganglion dar, indem dasselbe hauptsächlich die Kieme und das Osphradium innervirt. Die bezüglichen Nerven bilden an der Basis eines jeden dieser Organe ein Ganglion. Das linke ist das Visceralganglion. Einer der Nerven, die von ihm abgehen, bildet an der Basis der Anhangsdrüsen der Geschlechtsorgane ein Genitalganglion. Bei anderen Anaspidea, z. B. Notarchus (Fig. 503), sind die Pleurovisceralconnective so stark verkürzt, dass das Parietal- und Visceralganglion dicht an die periösophageale Gangliengruppe herangerückt sind, die also besteht aus den 2 Cerebral-, 2 Pedal-, 2 Pleuralganglien, dem rechten Intestinal- und dem Visceralganglion. Die beiden Cerebralganglien sind auch durch eine dünne, untere

Commissur verbunden. Die Parapodien werden überall von den Pedalganglien aus innervirt. Das Nervensystem der Pteropoda gymnosomata, deren nächste Verwandte die Anaspidea sind, stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem Anaspidennervensystem vom Typus desjenigen von Notarchus überein.

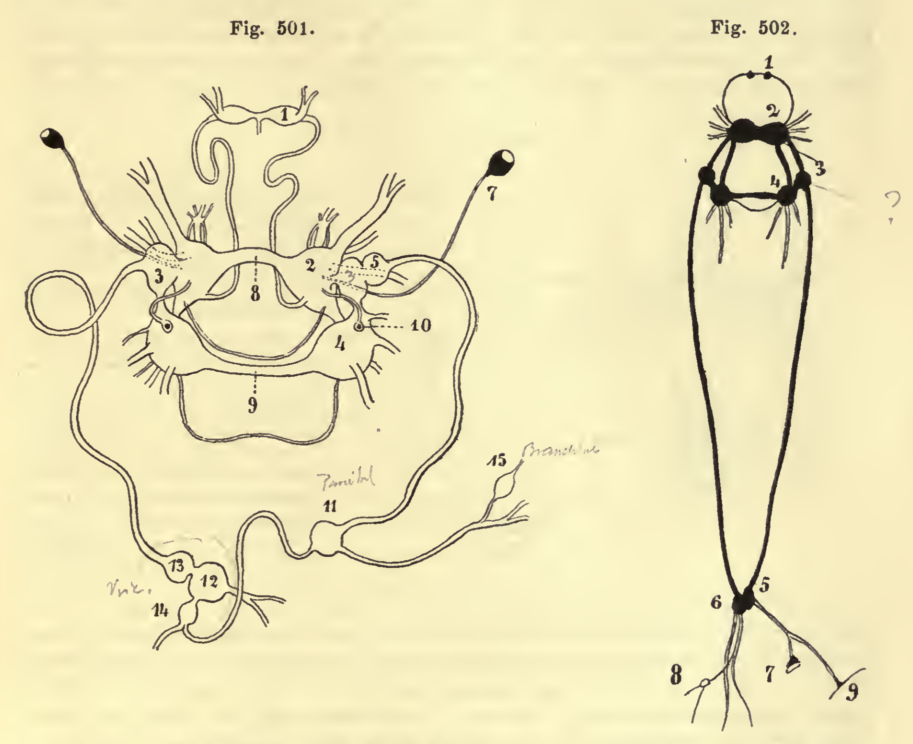


Fig. 501. Nervensystem von Bulla hydatis, nach Vayssière. 1 Buccalganglion, 2 Cerebralganglion, 3 Pleuralganglion, 4 Pedalganglion, 5 Theil des rechten Pleuralganglions? 7 Auge, 8 Cerebralcommissur, 9 Pedalcommissur, 10 Gehörbläschen, 11 rechtes Parietalganglion, 12, 13, 14 Visceralganglien, 15 Branchialganglion.

Fig. 502. Nervensystem von Aplysia, nach verschiedenen Angaben combinirt, schematisch. 1 Buccalganglion, 2 Cerebralganglion, 3 Pleuralganglion, 4 Pedalganglion, 5 rechtes Parietalganglion, 6 Visceralganglion, 7 Osphradium, 8 Genitalganglion, 9 Branchialganglion.

b) Nudibranchiata und Ascoglossa. Das Nervensystem ist charakterisirt durch die sehr starke Concentration der typischen Molluskenganglien und durch die Tendenz zur Bildung zahlreicher accessorischer Ganglien (an den Wurzeln der Tentakelnerven, der Rhinophorennerven, an der Basis der Tentakeln und Rhinophoren, im Verlaufe des Genitalnerven u. s. w.) Das Pleuralganglion ist dicht an das Cerebralganglion gerückt und kann mit demselben verschmelzen. Die Pedalganglien sind ebenfalls gegen die Cerebralganglien heraufgerückt, so dass jetzt der ganze ösophageale Gangliencomplex fast ganz auf die Dorsalseite des Oesophagus zu liegen kommt. Dadurch wird die unter dem Schlunde verlaufende Pedalcommissur, die bisweilen doppelt ist, in die Länge gezogen. Die Pleurovisceralconnective sind kurz und münden bisweilen in ein unpaares Visceralganglion, das ebenfalls in den

Schlundgangliencomplex einbezogen erscheint. Auch dieses einzige Ganglion der Visceralconnective kann fehlen (Fig. 504), dann nehmen die beiden Visceralconnective den Charakter einer unter dem Schlunde verlaufenden Commissur zwischen den beiden Pleuralganglien an, die der Pedalcommissur parallel verläuft und sich mit ihr vereinigen kann. Sehr weit geht die Verschmelzung der Ganglien des gesammten circumösophagealen Complexes, z. B. bei Tethys, wo jederseits das Pleural- und Pedalganglion mit dem Cerebralganglion verschmolzen ist. Das so gebildete Pleurocerebro-pedalganglion legt sich seinerseits wieder in der dorsalen Mittel-

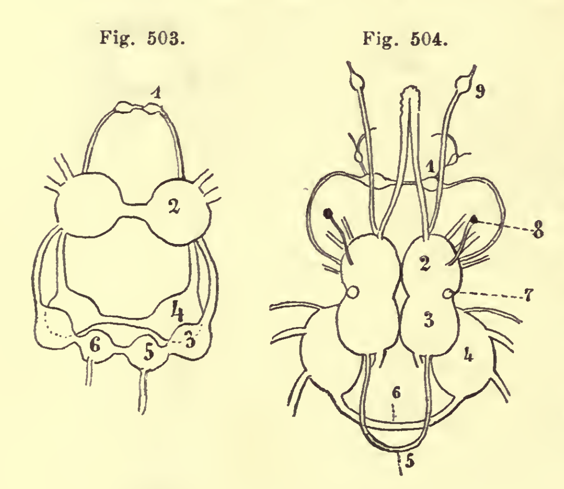


Fig. 503. Nervensystem von Notarchus punctatus, nach Vayssière, schematisirt. 1 Buccalganglien, 2 Cerebralganglien, 3 Pleuralganglien, 4 Pedalganglien, 5 rechtes Parietalganglion, 6 Visceralganglion.

Fig. 504. Nervensystem von Janus, nach Pelseneer vereinfacht. 1 Buccalganglien, 2 Cerebralganglien, 3 Pleuralganglien, 4 Pedalganglien, 5 Commissur zwischen den zwei Pleuralganglien, welche den beiden Pleurovisceralconnectiven der übrigen Mollusken entspricht, 6 Pedalcommissur, 7 Gehörbläschen, 8 Auge, 9 Rhinophorenganglion.

linie dicht an das gegenüberliegende an, so dass eine grosse, supraösophageale Ganglienmasse zu Stande kommt, an der man aber immer noch in der Gruppirung der Ganglienzellen und in der Anordnung der Faserzüge die Zusammensetzung aus den 6 typischen Ganglien erkennen kann. Von der supraösophagealen Ganglienmasse geht jederseits ein Nerv ab, der sich unter dem Schlunde mit seinem Gegenüber vereinigt. Es ist die Pedalcommissur, die sich bei genauerer Untersuchung als doppelt erweist. Ein dritter, zarter, infraösophagealer Verbindungsstrang zwischen den Seitentheilen der supraösophagealen Ganglienmasse stellt die Visceralcommissur dar, in welche ein kleines Visceralganglion eingeschaltet ist.

Ueberall bei den Nudibranchiern finden sich die zwei Buccalganglien an der hinteren und unteren Wand des Pharynx. Sie sind miteinander durch eine Buccalcommissur und mit dem Gehirn durch 2 Cerebrobuccalconnective verbunden, in deren Verlauf accessorische Ganglien eingeschaltet sein können.

Der gesammte circumösophageale Gangliencomplex ist bei den Nudibranchiern in eine bindegewebige Kapsel eingeschlossen.

III. Pulmonata (Fig. 505). Das Centralnervensystem besitzt alle typischen Gasteropodenganglien. Sie bilden zusammen, ähnlich wie bei so vielen Opisthobranchiern und manchen Prosobranchiern, unmittelbar hinter dem Pharyngealbulbus einen circumösophagealen Gangliencomplex, in welchen auch die Parietalganglien und das Visceralganglion einbezogen sind. Dabei haben die einander sehr genäherten Cerebralganglien eine dorsale, alle übrigen einander ebenfalls sehr genäherten Ganglien eine

ventrale Lage. Dementsprechend sind die Cerebropedal- und Cerebropleuralconnective immer deutlich zu unterscheiden. Bei Testacella sind sie sogar, wohl in Anpassung an die besondere Gestalt und aussergewöhnlich starke Ausbildung des Pharyngealbulbus, langgestreckt. Alle übrigen Connective hingegen und alle Commissuren sind stark verkürzt, so dass die durch sie verbundenen Ganglien dicht aneinander liegen. Ein Visceralganglion existirt immer, und gewöhnlich auch in jedem Pleurovisceralconnectiv ein Parietalganglion. Das Osphradium wird, wenn es existirt (Basommatophoren), von dem Parietalganglion der betreffenden Seite innervirt. Bei den rechtsgewundenen Formen liegt es rechts, bei den linksgewundenen links, bei den ersteren ist das rechte Parietalganglion grösser als das linke, bei den letzteren umgekehrt. Das kleinere Parietalganglion kann auch mit dem benachbarten Pleuralganglion verschmelzen. An den Cerebralganglien treten häufig Lappen auf, in denen bestimmte Gruppen von Nerven ihren Ursprung nehmen. Die Pedalcommissur ist häufig doppelt. Buccalganglien existiren immer. Sie liegen, mit dem Cerebralganglion durch Cerebrobuccalconnective, unter sich durch die Buccalcommissur verbunden, hinten am Pharynx unter dem austretenden Oesophagus.

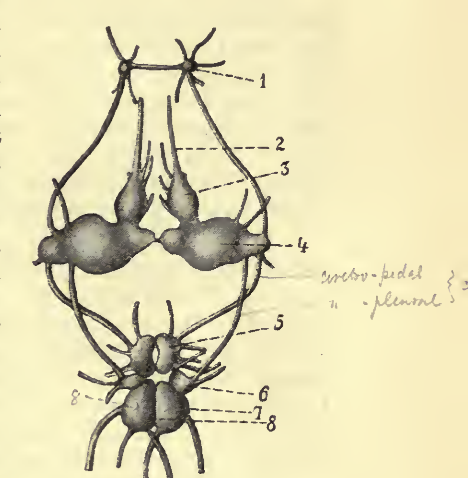


Fig. 505. Centraler Theil des Nervensystems von Helix pomatia, nach Böhmig und Leuckart, etwas schematisirt, indem die Abgrenzungen der Ganglien in Wirklichkeit nicht so scharf sind. 1 Buccalganglien, 2 Augennerven mit verdickter Wurzel (3), aus den Cerebralganglien (4) entspringend, 5 Pedalganglien, 6 Pleuralganglien, 7 Parietalganglion, 8 Visceralganglion.

C) Scaphopoda.

Das Nervensystem (Fig. 483, p. 687) ist symmetrisch, die Visceralconnective ungekreuzt. Die beiden Cerebralganglien liegen einander sehr genähert, vor (resp. bei horizontal gedachtem Darme über) dem Schlunde über der Schnauze, die beiden dicht aneinander liegenden Pedalganglien finden sich in der Vorderseite des Fusses, ungefähr in der Mitte seiner Länge und sind mit den Cerebralganglien durch zwei lange Cerebropedalconnective verbunden. Die zwei Pleuralganglien liegen dicht an und über den Cerebralganglien, so dass das Cerebropleuroconnectiv sehr verkürzt ist. Das Pleuropedalconnectiv verschmilzt sofort mit dem Cerebropedalconnectiv, um mit diesem vereinigt das Pedalganglion zu erreichen. Hinten, rechts und links vom Enddarm, in der Nähe des Afters liegen zwei durch eine längere hinter dem Darm verlaufende Commissur verbundene Ganglien der Pleurovisceralconnective (Visceralganglien). Von den Visceral- oder den Pleuralganglien gesonderte Parietalganglien kommen nicht vor.

Es existiren 4 Buccalganglien, 2 hinter dem Schlunde (bei horizontal gedachtem Schlunde die unteren), und 2 (obere) der Muskelmasse der Radula seitlich und vorn anliegende. Die vorderen sind mit den hinteren und diese mit den Cerebralganglien durch Connective, die

beiden hinteren und die beiden vorderen mit einander durch hinter (unter) dem Schlund verlaufende Commissuren verbunden. Von den hinteren Buccalganglien verlaufen Nerven zu den kleinen Ganglien eines Subradularorgans.

D) Lamellibranchiata.

Das Nervensystem der Lamellibranchier (Fig. 506) ist, der Gesammtorganisation entsprechend, vollständig symmetrisch und besteht typisch aus drei Ganglienpaaren, 1) den Cerebropleuralganglien, 2) den Pedalganglien und 3) den Visceroparietalganglien. Diese drei Ganglienpaare sind im Allgemeinen weit voneinander entfernt, also durch lange Connective verbunden. Die beiden Pedalganglien liegen immer dicht aneinander, während die beiden Cerebropleural- und die beiden Visceroparietalganglien durch deutliche, mit Ganglienzellen besetzte Commissuren verbunden sind.

1) Die Cerebropleuralganglien sind aus der Verschmelzung der Cerebralganglien mit den Pleuralganglien hervorgegangen. Doch sind die Pleuralganglien bei den Protobranchiaten noch gesondert; sie liegen unmittelbar hinter den Cerebralganglien am Anfang der Visceralconnective. Die Pleuropedalconnective verlaufen bei Nucula noch eine Strecke weit gesondert, um sich dann aber mit den Cerebropedalconnectiven zu vereinigen. Bei Solenomyia haben sie zwar noch eine gesonderte Wurzel, sind aber sonst in ihrer ganzen Länge mit den Cerebropedalconnectiven verschmolzen.

Die Cerebropleuralganglien sind supraösophageal und liegen dem vorderen Schalenmuskel an, wenn ein solcher existirt. Sie entsenden Nerven in die Mundlappen, den vorderen Schliessmuskel und den Mantel.

2) Die Pedalganglien liegen an der Basis des Fusses.

3) Hinten unter dem Enddarm, hinter dem Fuss, meist dem hinteren Schalenmuskel anliegend, doch bei den Protobranchiaten viel weiter vorn, liegt das dritte Ganglienpaar, welches den Ganglien der Visceralconnective der Gasteropoden entspricht. Sein Innervationsgebiet entspricht demjenigen der vereinigten Parietal- und Visceralganglien der Gasteropoden, denn diese Visceroparietalganglien innervieren in der That die beiden Ctenidien, die beiden Osphradien, den hinteren Manteltheil, den hinteren Schliessmuskel, die Eingeweide.

Das Buccalnervensystem (Nervensystem des Vorderdarmes) ist sehr reducirt, was mit dem Fehlen eines musculösen Pharynx und irgend einer Mundbewaffnung zusammenhängt. Der vordere Theil des Darmes erhält Nerven von den Visceralconnectiven. Da die Fasern dieser Nerven nachweislich aus den Cerebralganglien stammen, so ist die Annahme erlaubt, dass, bei verschwundenem Pharynx, die Buccalconnective sich mit den Visceralconnectiven vereinigt haben, so dass jetzt die Darmnerven aus diesen Connectiven und nicht direct aus dem Gehirn entspringen. Bei Pholadiden und Terediniden sind die Visceralconnective vor den Visceroparietalganglien durch eine weitere, unter dem Darm verlaufende Commissur verbunden, die vielleicht als eine weit nach hinten verlagerte Buccalcommissur zu deuten ist.

Der Mantel wird, wie schon aus dem Vorstehenden erhellt, einmal von den Cerebropleural- und dann von den Visceroparietalganglien aus innervirt.

Die beiden aus den Cerebropleuralganglien entspringenden vorderen Mantelnerven verlaufen dem Mantelrand entlang nach hinten, um sich mit den beiden aus den Visceroparietalganglien stammenden hinteren Mantelnerven zu verbinden. Dadurch kommt jederseits ein dem Mantelrand parallel verlaufender Nerv, der Mantelrandnerv, zu Stande, der wie ein Connectiv das Cerebropleuralganglion vorn mit dem Visceroparietalganglion hinten verbindet. Von diesem Mantelrandnerven gehen

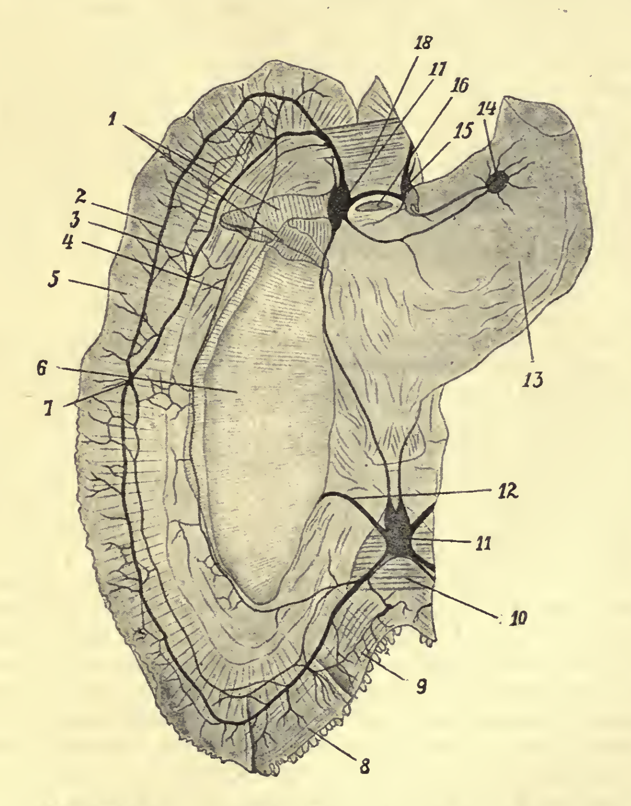


Fig. 506. **Nervensystem von Cardium edule,** nach Drost. Das Thier von der Bauchseite gesehen, der linke Mantel (in der Figur rechts) abgeschnitten, der rechte zurückgeschlagen, der Fuss auf die Seite gelegt. 1 Mundlappen, 2, 3, 4 Mantelnerven, welche annähernd dem Mantelrand parallel verlaufen, 2 der Mantelrandnerv, 5 Mantel, 6 Kieme, 7 Knotenpunkt der Hauptnerven des Mantels, 8 Mantelrand der Respirations-, 9 der Analöffnung, 10 hinterer Schliessmuskel, 11 Visceroparietalganglion, 12 Kiemennerv, 13 Fuss, 14 Pedalganglion, 15 linkes Cerebropleuralganglion, 16 Mund, 17 rechtes Cerebropleuralganglion, 18 vorderer Schliessmuskel.

Nervenzweige an die Organe des Mantelrandes und an die Siphonen ab, und ausserdem steht er in Verbindung mit einem in der Mantelfalte reich entwickelten Nervenplexus, in welchem sich noch andere, vom Mantelrande weiter entfernte, d. h. mehr dorsalwärts gelegene, aber dem Mantelrand parallel verlaufende stärkere Verbindungsstränge accentuiren können. Im pallealen Nervenplexus und im Siphonalnervensystem können noch mehr oder weniger zahlreiche, kleine, periphere Ganglien zur Ausbildung gelangen.

E) Cephalopoda.

Das symmetrische Nervensystem aller Cephalopoden zeichnet sich durch die sehr starke Concentration der typischen Molluskenganglien, auch derjenigen der Visceralconnective aus.

Zum Verständniss der nachfolgenden Darstellung sei bemerkt, dass wir uns den Pharynx und Oesophagus horizontal verlaufend denken, während diese Organe in Wirklichkeit senkrecht stehen und der Oesophagus in den Eingeweidesack zum Magen emporsteigt. Der Enddarm biegt dann wieder nach unten und hinten um. Wenn wir die Bezeichnungen unten und oben, vorn und hinten für die Ganglien des Centralnervensystems gebrauchen, so denken wir uns dabei eben den Pharynx und den Oesophagus in der für die anderen Mollusken normalen horizontalen, nach hinten gerichteten Lage, setzen aber in Klammern die Bezeichnung der wirklichen Lage im Körper hinzu, z. B. das Cerebralganglion liegt über (vor), das Pedalganglion unter (hinter) dem Schlund, das Brachialganglion vor (unter) dem Infundibularganglion etc.

I. Tetrabranchiata (Fig. 507, 508).

An dem den Schlund hinter der mächtigen Mundmasse umgebenden und hier noch nicht vollständig vom Kopfknorpel umhüllten Ganglien-complex von Nautilus sind die Ganglien nicht scharf von den Commissuren und Connectiven gesondert. Die Cerebralganglien (14) sind repräsentirt durch einen breiten, bandförmigen über (vor) dem Schlund verlaufenden Strang, von dem zwei den Schlund unten (hinten) umfassende gangliöse Stränge, ein vorderer (unterer) und ein hinterer (oberer), abgehen. Der vordere (3) stellt die Pedal-, der hintere (15) die vereinigten Pleural- und Visceralganglien dar.

Vom Cerebralstrang entspringen seitlich die starken Augennerven, die sofort zu einem Ganglion opticum anschwellen, ferner zahlreiche Nerven zu den Lippen, die Nerven für die Augententakel, die Hörnerven, die Geruchsnerven und die Cerebrobuccalconnective.

Vom Pedalstrang entspringen die Nerven für die den Mund umstellenden Tentakel und den Trichter. Beim Weibchen gehen die Nerven, welche den inneren Ring von Tentakeln versorgen, von einem partiellen Brachialganglion (Fig. 508 a) ab, welches mit dem Pedalring durch ein Brachiopedalconnectiv verbunden ist.

Vom Pleurovisceralstrang gehen zahlreiche Mantelnerven ab (ein Ganglion stellatum fehlt) und ferner zwei starke der Mittellinie genäherte Visceralnerven, welche die Vena cava begleiten, die Kiemen, die Osphradien, die Gefässe innerviren und oben im Eingeweidesack ein Genitalganglion bilden.

Das sympathische Nervensystem besteht aus einer vom Cerebralganglion ausgehenden, den Schlund in der Musculatur der Mundmasse infraösophageal umgreifenden Commissur, in deren Verlauf jederseits 2 Ganglien, ein Pharyngeal- und ein Buccalganglion, eingeschaltet sind.

II. Dibranchiata (Fig. 509, 510).

Die circumösophageale Ganglienmasse, die das gesammte Centralnervensystem enthält, ist ganz vom Kopfknorpel umschlossen. Die voluminösen, typischen Ganglien sind so stark zusammengedrängt, dass sie äusserlich nur undeutlich voneinander abzugrenzen sind, und dass man

die Connective und Commissuren äusserlich nicht sieht. Der ganze Complex besitzt eine ununterbrochene Rindenschicht von Ganglienzellen.

Charakteristisch für die Dibranchiata ist die mehr oder weniger deutliche Sonderung der Pedalganglien in zwei Paare, ein vorderes (oder unteres) und ein hinteres (oder oberes). Das erstere ist das Brachialganglion und innervirt die als Fusstheile zu betrachtenden Arme,

Fig. 507.

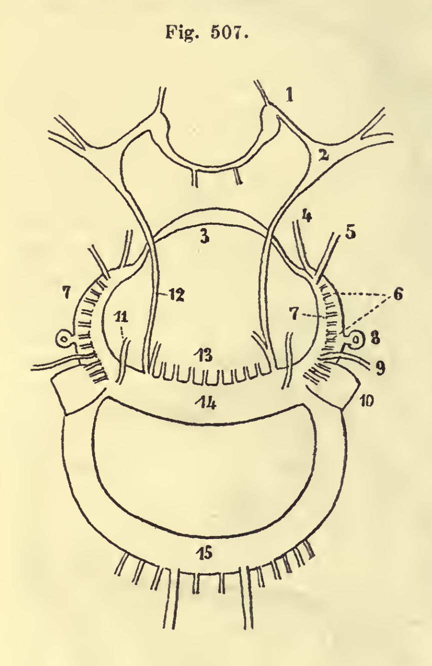


Fig. 508.

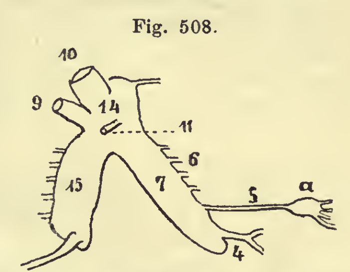


Fig. 507. **Nervensystem von Nautilus**, nach JHERING. 1 Buccalganglien, 2 Pharyngealganglien, 3 Pedalcommissur, 4 Trichternerv, 5 beim Weibchen Nerv für die Tentakel des hinteren und inneren Lappens; dieser Nerv schwillt bald zu einem Ganglion an (vergl. Fig. 508), 6 übrige Tentakelnerven, 7 Pedalstrang (=Pedalganglien), 8 Gehörorgan, 9 Riechnerv, 10 Opticus, 11 Augententakelnerv, 12 Connectiv zu dem Pharyngealganglion, 13 Lippennerven, 14 Cerebralstrang (= Cerebralganglien), 15 Pleurovisceralstrang.

Fig. 508. **Nervensystem von Nautilus**, von der rechten Seite. Bedeutung der Zahlen wie in voriger Figur. *a* Ganglion für die Tentakel des hinteren und inneren Lappens beim Weibchen.

das letztere ist das Trichterganglion und innervirt den als Epipodium zu deutenden Trichter. Diese Sonderung des Pedalganglions in ein Brachial- und in ein Trichterganglion ist auf die starke Entwickelung der den Kopf umwachsenden Fusstheile, d. h. der Arme zurückzuführen, ähnlich wie z. B. auch bei Natica, wo der vordere Fusstheil stark entwickelt ist und sich auf den Kopf zurückschlägt, sich von dem Pedalganglion ein Propedalganglion sondert. Bei den Dibranchiaten nun setzen sich die Brachialganglien mit den Cerebralganglien durch Cerebrobrachialconnective in Verbindung. Bei Eledone und Octopus stehen sie ausserdem noch durch eine dünne supraösophageale Commissur in Verbindung.

Die Pleuralganglien liegen seitlich in der circumösophagealen Ganglienmasse, während die Ganglien der Visceralconnective, d. h. die Parietal- und Visceralganglien, durch die grösstmögliche Verkürzung dieser Connective dicht aneinandergerückt, den hinteren (oberen) Theil der subösophagealen Ganglienmasse bilden.

Folgendes sind die Connective, die man auf Schnitten durch die circumösophageale Ganglienmasse nachweisen kann:

1) Zwei Cerebrobrachialconnective; 2) zwei Cerebroinfundibularconnective; 3) zwei Cerebropleuralconnective; 4) zwei Brachioinfundibular-

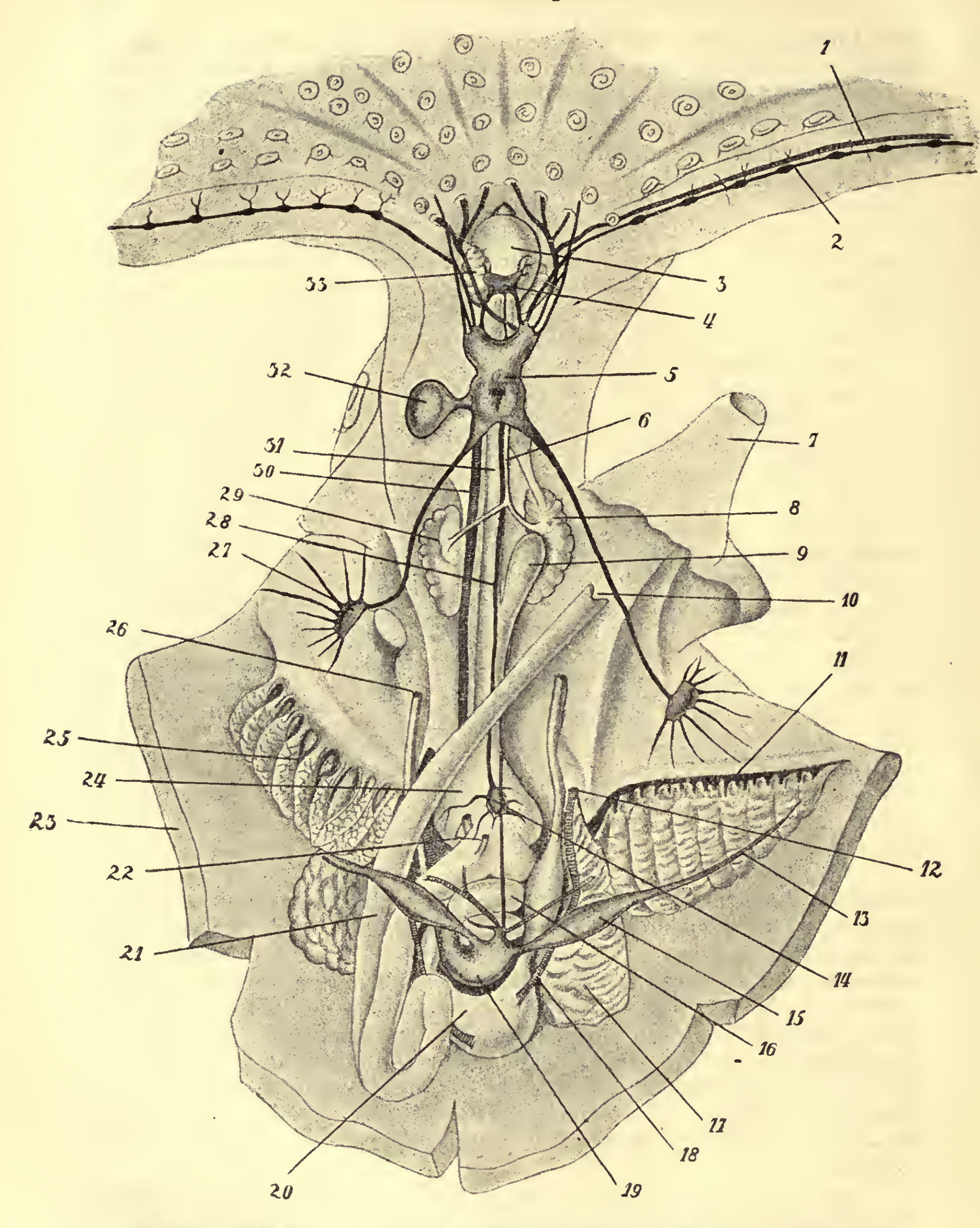


Fig. 509. **Anatomie von Octopus,** nach Leuckart und Milne Edwards. Körper von hinten aufgeschnitten, Mantel nach rechts und links zurückgeklappt, Leber entfernt. 1 Armarterie, 2 Armnerv, 3 Pharynx, 4 Buccalganglion, 5 Cerebralganglion, 6 Ausführungsgang der oberen Speicheldrüsen, 7 Trichter, 8 obere Speicheldrüsen, 9 Kropf, 10 After, 11 zuführendes Kiemengefäss (Kiemenarterie), 12 Oeffnung der linken Niere, 13 abführendes Kiemengefäss (Kiemenvene), 14 Ganglion gastricum, 15 linker Vorhof des Herzens, 16 Spiralcoecum des Magens, 17 Nierensack, 18 Wasserkanal, 19 Herzkammer, 20 Ovarium, 21 Enddarm, 22 Ausführungsgänge der Verdauungsdrüse (Leber), nahe der Einmündung in den Darm abgeschnitten, 23 Mantel, 24 Magen, 25 rechtes Ctenidium, 26 Oeffnung des rechten Eileiters, 27 Ganglion stellare, 28 Nerv zum Ganglion gastricum, 29 obere Speicheldrüsen, 30 Aorta, 31 Oesophagus, 32 Ganglion opticum, 33 untere Speicheldrüsen.

connective; 5) zwei Pleuroinfundibularconnective; 6) zwei Pleurobrachialconnective. Die Visceralconnective sind durch dichte Anlagerung der Visceralganglien als solche unkenntlich geworden.

Nerven der Cerebralganglien sind die beiden Augennerven, die bald an der Basis der Augen zu den riesigen Ganglia optica anschwellen, die Gehörnerven, die Geruchsnerven (eine Strecke weit mit den Sehnerven verschmolzen) und die Connective der Buccalganglien.

Von den Brachialganglien gehen die gesonderten Nerven der Arme ab, welche an der Basis der Armkrone durch einen Commissurenring reifenförmig miteinander verbunden sind. In den Armen verlaufend, schwellen die Armnerven, den Querreihen der Saugnäpfe entsprechend, zu aufeinander folgenden Ganglien an.

Die Trennung des Pedalganglions in ein Brachial- und ein Infundibularganglion lässt sich ontogenetisch und vergleichend-anatomisch nachweisen. Beim Männchen von Nautilus existirt keine solche Trennung, sondern Arm- und Trichternerven entspringen aus einem und demselben Ganglion. Bei Argonauta (Fig. 510 F) ist die Trennung äusserlich noch nicht sichtbar, sie wird in den ersten Spuren äusserlich unterscheidbar bei Octopus (E), progressiv deutlicher bei Sepia (D), Loligo (C) und Sepiola (B), bis schliesslich bei Ommatostrephes (A) das deutlich gesonderte Brachialganglion, vom Infundibularganglion abgerückt, mit diesem durch ein auch äusserlich deutlich kenntliches, schlankes Connectiv verbunden ist.

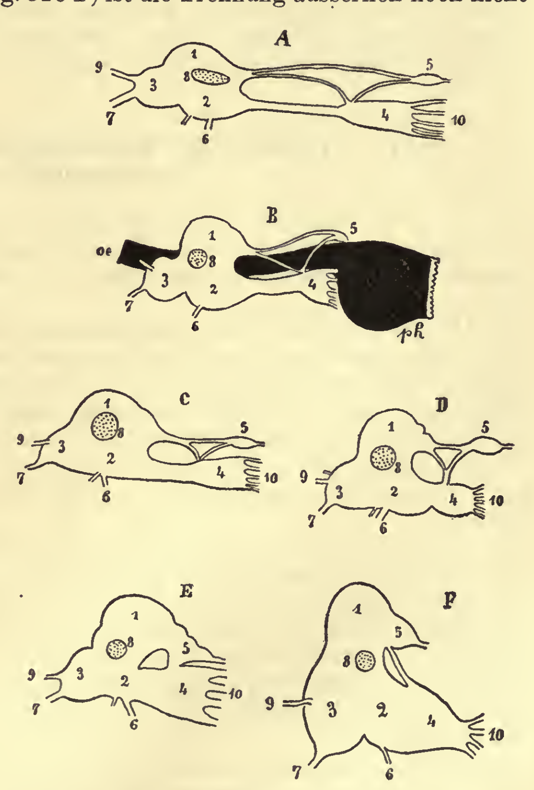


Fig. 510. Centralnervensystem verschiedener Dibranchiaten, von der rechten Seite. Sämmtliche Figuren nach Pelseneer. *A* Ommatostrephes. *B* Sepiola. *C* Loligo. *D* Sepia. *E* Octopus. *F* Argonauta. 1 Cerebralganglion, 2 Pedalganglion, 3 Visceralganglion, 4 Brachialganglion, 5 oberes Buccalganglion, 6 Trichternerv, 7 Visceralnerv, 8 durchschnittener Opticus, 9 Mantelnerv, 10 Armnerven. In Fig. *B* ist der Pharynx *ph* und Oesophagus *oe* schwarz eingetragen.

In derselben Reihenfolge, in welcher die Sonderung des Brachialganglions erfolgt, geschieht auch die Sonderung des sogenannten oberen Buccalganglions vom Cerebralganglion, wobei das Buccalganglion mit dem Brachialganglion durch das Brachiobuccalconnectiv in Verbindung bleibt.

Aus den Parietalganglien entspringen die zwei grossen Mantelnerven. Jeder Mantelnerv zieht nach hinten und oben und tritt an der

Innenfläche des Mantels in ein Ganglion, das Ganglion stellatum, von welchem zahlreiche Nerven in den Mantel ausstrahlen, von denen einer, dorsalwärts verlaufend, als die directe Fortsetzung des Mantelnerven über das Ganglion stellatum hinaus imponirt. Oft theilt sich der Mantelnerv früher oder später nach seinem Austritt aus dem Parietalganglion in zwei Aeste, von denen der eine zum Ganglion stellatum und über dasselbe hinaus zieht, um sich jenseits des Ganglions mit dem anderen zu verbinden, der am Ganglion vorbeigeht. Die beiden Ganglia stellata sind häufig durch eine Quercommissur verbunden. Aus den Visceralganglien entspringen, der Mittellinie genähert, die zwei Visceralnerven, welche Enddarm, Tintenbeutel, Kiemen, Herzen, Geschlechtsapparat, Niere und Theile des Gefässsystems innerviren. Die beiden Genitalzweige der Visceralnerven stehen miteinander durch eine Commissur in Verbindung.

Das sympathische Nervensystem besteht aus dem unter (hinter) dem Schlunde an der Mundmasse liegenden Buccalganglion, welches mit dem oberen Buccalganglion (Pharyngealganglion) durch ein Buccalconnectiv verbunden ist. Zwei am Schlunde nach oben verlaufende Nerven ziehen vom unteren Buccalganglion zu dem auf dem Magen gelegenen Ganglion gastricum, welches den grössten Theil des Darmes und die Verdauungsdrüse (Leber) innervirt.

XIV. Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden.

1.

Die Chiastoneurie, d. h. die Kreuzung der beiden Pleurovisceralconnective der Prosobranchier lässt sich unter folgenden drei Voraussetzungen erklären:

1) Die Vorfahren der Prosobranchier waren symmetrische Thiere; ihre Mantelhöhle lag hinten am Eingeweidesack, somit natürlich auch der palleale Organcomplex, d. h. der Complex der in der Mantelhöhle liegenden Organe: Ctenidien (Kiemen), Osphradien (Geruchsorgane), Nephridialöffnungen, Genitalöffnungen und — im Centrum des Complexes in der Medianlinie — der After.

2) Die Visceralcommissur oder das Visceralganglion lag unter dem Darm.

3) Der Pallealcomplex wanderte allmählich von hinten nach vorn, und zwar der rechten Körperseite entlang (vergl. p. 711).

Als erklärt kann auch gelten die rechtsseitige Lage des Pallealcomplexes bei den Tectibranchiaten unter den Opisthobranchiaten. Bei diesen hat entweder der Pallealcomplex bei seiner Verschiebung nach vorn die vorderständige Lage noch nicht erreicht oder er ist von vorn wieder zurückverschoben. Die Visceralconnective sind in Folge dessen nicht gekreuzt.

Nicht erklärt bleibt:

1) diejenige Asymmetrie der Gasteropoden, die durch das Verschwinden des einen Ctenidiums, des einen Osphradiums, der einen Nierenöffnung bedingt wird;

2) die Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale, speciell die Aufrollung in einer rechts- oder linksgewundenen Spirale;

3) die Beziehungen zwischen der Art der Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale einerseits und der speciellen Asymmetrie

der asymmetrischen Organe (Ctenidien, Osphradien, Nephridien, After, Genitalorgane) andererseits.

4) Die Ursache der Wanderung des Pallealcomplexes nach vorn bleibt unermittelt.

2.

Wir wollen zunächst die drei Voraussetzungen, unter denen der erwähnte Erklärungsversuch zutrifft, beleuchten.

Erste Voraussetzung. Dass die Vorfahren der Gasteropoden symmetrische Thiere waren, darüber wird wohl eine Discussion unnöthig sein. Alle Mollusken, mit Ausnahme eben der Gasteropoden, sind symmetrische Thiere: die Amphineuren, die Lamellibranchier, die Scaphopoden und die Cephalopoden.

Die Annahme, dass der Pallealcomplex hinten lag, ist ebenfalls wohl begründet. Bei allen symmetrischen Mollusken liegt der After als Centrum des Pallealcomplexes hinten in der Mittellinie. Bei allen symmetrischen Mollusken liegen die Nephridial- und Genitalöffnungen hinten, symmetrisch zu beiden Seiten des Afters. Wo bei den symmetrischen Mollusken die Ctenidien und Osphradien sich erhalten haben, liegen sie symmetrisch auf der Hinterseite des Eingeweidesackes. So bei den Cephalopoden, so bei denjenigen Lamellibranchiern, die als die ursprünglichsten gelten müssen, nämlich bei den Protobranchiata (Nucula, Leda, Solenomya), so selbst bei einigen Chitoniden und denjenigen Solenogastres, die noch Kiemenrudimente besitzen.

Entsprechend der hinterständigen Lage des Pallealcomplexes ist bei den symmetrischen Mollusken die Mantelfalte, welche die Basis des Eingeweidesackes rings umsäumt, hinten, wo sie den Pallealcomplex bedecken muss, am breitesten, d. h. hier vertieft sich die Mantelfurche zur eigentlichen Mantelhöhle.

Bezüglich der zweiten oben angeführten Voraussetzung besteht nach wie vor die unbeseitigte Schwierigkeit, dass bei den Amphineuren die Commissur zwischen den Pleurovisceralsträngen über dem Enddarm hinwegzieht. Dagegen ist hervorzuheben, dass bei allen anderen symmetrischen Mollusken das Visceralganglion, wie bei den Gasteropoden, unter dem Darm liegt.

Die dritte Voraussetzung wollen wir in einem besonderen Paragraphen erörtern.

3.

Ursache der Verschiebung des Pallealcomplexes von hinten nach vorn: Wenn sich der Pallealcomplex in der rechtsseitigen Mantelfurche von hinten nach vorn verschoben hat, so hat die Chiastoneurie zu Stande kommen müssen; die ursprünglich linke Hälfte des Complexes hat zur jetzigen rechten — und umgekehrt — werden müssen. Das rechte Pleurovisceralconnectiv hat zum Supraintestinalconnectiv, das linke zum Subintestinalconnectiv, das ursprünglich rechte Parietalganglion zum Supraintestinalganglion, das ursprünglich linke zum Subintestinalganglion werden müssen. Warum aber hat die Verschiebung des Pallealcomplexes stattgefunden? Wir wollen versuchen, die Frage in befriedigender Weise zu lösen.

Wir haben uns die symmetrische Stammform der Gasteropoden (mit hinterständiger Mantelhöhle und in dieser liegendem symmetrischen Pallealcomplex) als ein dorsoventral abgeplattetes Thier mit breiter Kriechsohle

des Fusses, schnauzenförmigem Kopf mit Tentakeln und Augen und ziemlich flacher, napfförmiger, die Rückenseite des Körpers bedeckender Schale vorgestellt. Das äussere Aussehen glich also einer Fissurella oder einer Patella oder einem Chiton, wenn man sich bei letzterem die gegliederte Schale durch eine einheitliche ersetzt denkt. Der Körper dieser Stammform war also nur vom Rücken her durch die Schale geschützt. Den Schutz der Unterseite besorgte die harte Unterlage, auf der die Thiere langsam kriechend sich bewegten und welcher sie ihre Rückenschale durch die Contraction eines kräftigen, auf dem horizontalen Querschnitt hufeisenförmigen Schalenmuskels fest andrücken konnten. Bei fest angedrückter Schale vermittelte ein vom hinteren Mantel- und Schalenrand ausgehender Mantel- und Schalenschlitz die Communication der Mantelhöhle mit der Aussenwelt (Aus- und Einströmen des Athemwassers, Entleerung der Excrete, Excremente, Geschlechtsproducte).

Fig. 511.

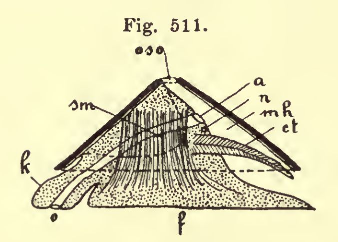


Fig. 512.

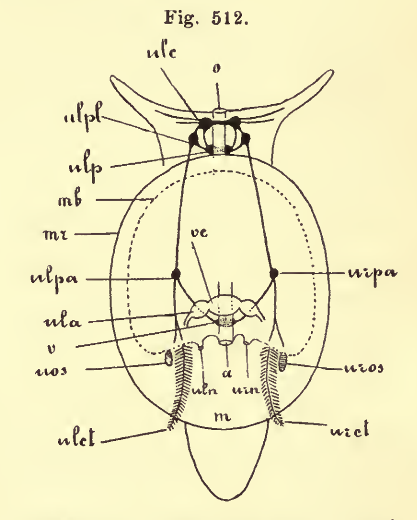


Fig. 511. **Hypothetischer Urgasteropod,** von der Seite. *o* Mund, *k* Kopf, *sm* Schalenmuskel, *oso* obere Schalenöffnung, *a* Anus, *n* Nierenöffnung, *mh* Mantelhöhle, *ct* Ctenidium, *f* Fuss.

Fig. 512. **Hypothetischer Urgasteropod,** von oben. *o* Mund, *ulc, ulpl, ulp* ursprünglich linkes Cerebral-, Pleural- und Pedalganglion, *ulpa, urpa* ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Parietalganglion, *ula* ursprünglich linker Vorhof des Herzens, *uos, uros* ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Osphradium (Spengel's Organ), *ulct, urct* ursprünglich linkes und rechtes Ctenidium (Kieme), *mb* Mantelbasis, *mr* Mantelrand, *m* Mantelhöhle, *v* Visceralganglion, *ve* Herzkammer, *a* Anus.

Im Gegensatz zu dieser Stammform zeichnen sich alle bekannten Gasteropoden (wenn man von solchen absieht, deren Körpergestalt, wohl meistens in Zusammenhang mit der Rudimentation der Schale, sich nachweislich secundär abgeändert hat) dadurch aus, dass das die Eingeweide bedeckende Rückenintegument hoch bruchsackartig als Eingeweidesack ausgestülpt und dementsprechend die in ihrer Gestalt mit dem Eingeweidesack übereinstimmende Schale hoch thurmförmig ist. Jede abgewickelte Schneckenschale ist in der That hoch thurmförmig.

Wir haben als Grund der Entwickelung einer solchen Schale und des von ihr beherbergten Eingeweidesackes den vermehrten Schutz des Körpers bei entwickelterem Kriechvermögen erkannt. Der ganze Weichkörper kann jetzt in der Schale geborgen, in sie zurückgezogen werden, und zur Vermehrung des Schutzes bildet sich häufig noch zum Verschluss der Schalenöffnung bei zurückgezogenem Thier der Deckel am Fusse aus. Der Schalenmuskel der Stammform dient jetzt nicht mehr dazu, die Schale an die Unterlage anzupressen, sondern

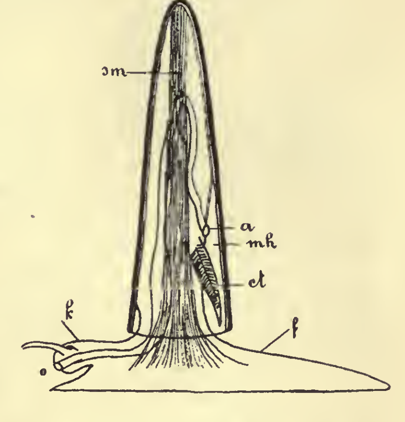
dazu, Kopf und Fuss in die Schale zurückzuziehen. Er wird zum Spindelmuskel (Fig. 513 *sm*).

Zum Zwecke vermehrter Schärfe bei der nun folgenden Beweisführung wollen wir die für die Gasteropodenschale in Betracht kommenden Momente gesondert behandeln.

Das erste und wichtigste ist die dorsalwärts gerichtete, hoch thurmförmige Verlängerung der Schale. Dadurch wird aus der Napfschale der Stammform eine hoch kegelförmige, ähnlich derjenigen von Dentalium.

Würde nun eine solche Schale von der Schnecke senkrecht getragen (Fig. 513), so würde sie sich beim ruhenden Thiere im labilen Gleichgewicht befinden, das bei der Bewegung und bei den geringsten äusseren Druckeinwirkungen gestört würde. Ausserdem wäre die Lage einer senkrecht getragenen, hoch thurmförmigen Schale bei der Fortbewegung aus unmittelbar einleuchtenden Gründen so ungeschickt und unbehülflich wie möglich.

Fig. 513.

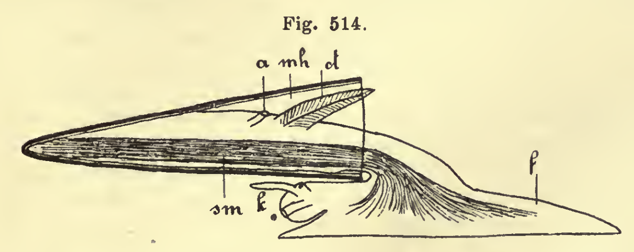


Nehmen wir nun an, die Schale wird geneigt getragen, und discutiren wir die verschiedenen Möglichkeiten:

1) Die Schale wird nach vorn geneigt getragen (Fig. 514). Diese Lage ist die denkbar ungünstigste für die Locomotion, für die Function des Mundes und für die der Sinnesorgane am Kopfe.

Diese Lage ist die denkbar günstigste für die Function der Organe des hinten, jetzt oben liegenden Pallealcomplexes. Denn diese Stelle ist diejenige des geringsten Druckes der Eingeweide und speciell des Spindelmuskels auf die Mantelhöhle. Der jetzt nach unten erfolgende Druck der Eingeweidemasse wäre im Gegentheil der Erweiterung der Mantelhöhle günstig.

Fig. 514.



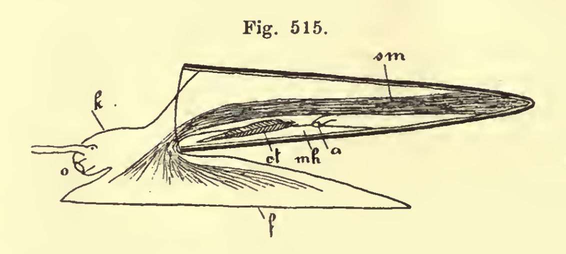
2) Die Schale wird nach hinten geneigt getragen (Fig. 515). Diese Lage ist die denkbar günstigste für die Locomotion und die Function der Organe des allseitig frei gewordenen Kopfes.

Sie ist die denkbar ungünstigste für die Function der Organe des hinten, jetzt aber unter dem Eingeweidesack liegenden Pallealcomplexes. Die Mantelhöhle hat den ganzen Druck der Eingeweidemasse und besonders des Spindelmuskels auszuhalten; sie wird zusammengedrückt, die Circulation des Athemwassers in der Mantelhöhle wird gehindert oder

doch erschwert, ebenso die Entleerung der Excrete, Excremente und Geschlechtsproducte.

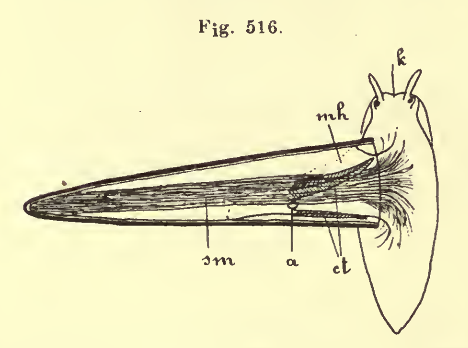
3) Es bleibt die Möglichkeit, *dass die Schale nach der rechten oder linken Seite geneigt getragen wird* (Fig. 516). Dies ist sowohl für den Kopf und die Locomotion, wie für den Pallealcomplex *weder die günstigste noch die ungünstigste Lage. Es ist eine denkbare Mittellage.*

Fig. 515.



Bei Einnahme dieser Lage der Schale und des Eingeweidesackes ist zugleich ein todter Punkt überwunden. Es werden jetzt Verschiebungen möglich, durch welche die Schale die beste Lage für die Bewegung und für die Functionen der Kopforgane einnehmen und die Mantelhöhle die beste Lage für die Ausübung der Functionen des in ihr liegenden Pallealcomplexes gewinnen kann.

Fig. 516.



Nehmen wir an, die Schale wird nach der linken Seite geneigt getragen (Fig. 517), so ist der Druck, der auf der hinten liegenden Mantelhöhle lastet, in den verschiedenen Bezirken der Mantelhöhle ein ungleicher. Er ist am grössten an der linken Seite der Mantelhöhle und wird fortschreitend kleiner bis zur rechten Seite. Es wird auf die Mantelhöhle von links vorn ein Druck ausgeübt, welcher den Pallealcomplex nach rechts — sit venia verbo — herausquetscht. Dabei ist noch besonders zu betonen, dass jetzt die Stelle des geringsten Druckes, ja die Stelle des grössten Zuges nach unten, auf der rechten, jetzt oberen Seite des Eingeweidesackes liegt. Hier wird es der Mantelfurche am leichtesten, sich zu vertiefen, geräumiger zu werden. Tritt dies ein, so bekommen jetzt die von links her verdrängten Organe des Pallealcomplexes Platz, um nach rechts und vorn auszuweichen. *Dieses ist aber der erste Anfang einer Verschiebung des Pallealcomplexes in der rechtsseitigen Mantelfurche nach vorn.* Bei der geringsten Verschiebung auf der rechten Seite nach vorn kann aber die Schale und der Eingeweidesack wieder um ein Weniges von der seitwärts nach links geneigten Lage in die nach hinten geneigte Lage übergehen, welche wir als die denkbar günstigste für die Locomotion und die Function der Kopforgane erkannt haben.

Lassen wir diesen Vorgang sich allmählich vollenden, so nimmt schliesslich die Schale und der Eingeweidesack in der That die denkbar günstigste, nach hinten gerichtete Lage ein und ebenso der allmählich

in der rechten Mantelfurche nach vorn gerückte Pallealcomplex. Dieser letztere liegt also jetzt vorn an der Oberseite des nach hinten geneigten Eingeweidesackes, also an der Stelle des geringsten Druckes nach oben oder besser des grössten Zuges nach unten, an der Stelle, wo sich die Mantelfurche am leichtesten zur Mantelhöhle vertiefen und erweitern kann, wo die Pallealorgane am leichtesten und ungehindertsten ihren Functionen obliegen können.

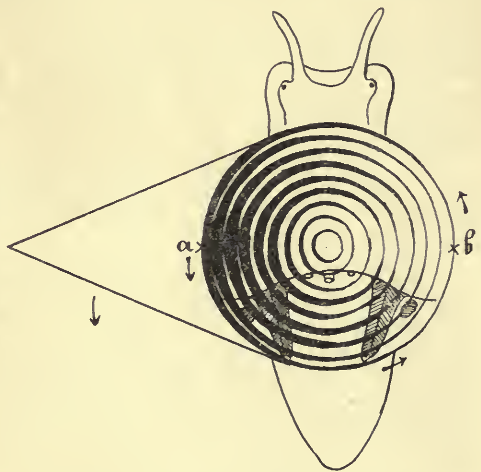


Fig. 517. **Schematische Darstellung der Druckverhältnisse des Eingeweidesackes für den Fall, dass derselbe mit der Schale nach links geneigt getragen würde.** Die Dicke der concentrisch verlaufenden Kreislinien solle die Stärke des Druckes andeuten. *a* Stelle des grössten Druckes, *b* Stelle des geringsten Druckes. Die Pfeile geben die Richtung der eintretenden Verschiebungen an. Man sieht, dass die linke Seite des Pallealcomplexes einem stärkeren Druck ausgesetzt wäre, als die rechte.

Die charakteristische Lage der Schale und des Pallealcomplexes der Gasteropoden ist jetzt erreicht. Zugleich hat sich die Chiastoneurie und die inverse Lage der Organe des Pallealcomplexes ausgebildet.

4.

Bildung eines in einer Ebene gekrümmten Eingeweidesackes und einer entsprechenden Schale. Dieses ist das zweite, zum Zwecke der Schärfe der Beweisführung gesondert zu betrachtende Moment.

Nimmt der Gasteropodeneingeweidesack die allein geeignete geneigte Lage ein, so wird sich, sollen nicht Knickungen und Zerrungen eintreten, seine Kegelgestalt verändern. Die nunmehrige Oberseite wird gewölbt werden, die Unterseite eingekrümmt. Diese Gestalt kommt durch stärkeres Wachsthum des Integumentes des Eingeweidesackes und des Mantels an der Seite zu Stande, welche bei der schief geneigten Lage des Eingeweidesackes der stärksten Streckung oder Zerrung ausgesetzt ist. Der Eingeweidesack wird in einer Ebene gekrümmt. Dieser Krümmung folgt natürlich auch die Schale, die den Contouren des wachsenden Eingeweidesackes folgt. Sie könnte auch aus dem Grunde nicht kegelförmig bleiben, weil ein grosser Theil des Rückenintegumentes (Basis des Eingeweidesackes) entblösst und bei der Grössenzunahme der von der Schale unbedeckten Körpertheile der Fall eintreten würde, dass diese Körpertheile nicht mehr vollständig in die Schale zurückgezogen werden könnten.

5.

Wachsthum der Gasteropodenschale. Bevor wir zur Discussion des dritten Momentes übergehen, müssen wir das Wachsthum der Gasteropodenschale betrachten. Dieses Wachsthum ist, von geo-

metrischen Gesichtspunkten aus betrachtet, ein dreifaches, nämlich ein Höhenwachsthum, ein peripheres Wachsthum und ein radiäres oder Dickenwachsthum der Schalenwand. Das letztere fällt für uns ausser Betracht.

Das Höhenwachsthum der der Einfachheit halber kegelförmig gedachten Schale geschieht in der Richtung von der Basis (Mündung der Schale) nach der Spitze. Dieses Wachsthum erfolgt durch fortschreitende Ablagerung neuer Zuwachsstreifen an der Basis (am Mündungsrand) von Seiten des fortwachsenden Mantelrandes.

Das periphere Wachsthum bedingt die Vergrösserung der Peripherie der Basis, mit anderen Worten, die Vergrösserung der Mündung der Schale.

Ist die Intensität des Höhenwachsthums an allen Stellen der Peripherie der Basis des Hohlkegels gleich gross und gilt dasselbe für das periphere Wachsthum, so vergrössert sich der Hohlkegel, ohne seine Gestalt zu verändern.

Ist aber die Intensität des Höhenwachsthums an der Peripherie der Kegelbasis eine ungleiche, nimmt sie von einem Punkte der Peripherie der kreisrund gedachten Basis, als dem Minimalpunkte, bis zu dem diametral gegenüberliegenden Punkte der kreisrunden Peripherie der Kegelbasis als dem Maximalpunkte jederseits symmetrisch zu — wobei aber die Intensität des peripheren Wachsthums an der ganzen Peripherie dieselbe bleibt, d. h. wobei die Kegelbasis ihre kreisrunde Gestalt beibehält — so entsteht ein spiralig aufgerollter Hohlkegel.

Liegen bei dieser Art des Wachsthums die Maximal- und Minimalpunkte bei fortschreitendem Wachsthum immer in einer und derselben Ebene, so entsteht eine in dieser Ebene, als der Symmetrieebene, aufgerollte symmetrische Schale.

Verschiebt sich aber bei fortschreitendem Wachsthum der Maximalpunkt des Höhenwachsthums aus der unmittelbar vorher bestehenden Symmetrieebene heraus, z. B. nach links (wobei der Minimalpunkt sich nach der entgegengesetzten Richtung nach rechts verschiebt), so bilden die Maximalpunkte (und natürlich auch die Minimalpunkte) an der spiralig aufgerollten Schale nicht eine gerade, sondern eine spiralig gebogene Linie, und die Kegelschale wird dann nicht in einer Ebene symmetrisch, sondern in einer Schraubenfläche asymmetrisch aufgerollt. In dem supponirten Falle würde nach der Terminologie der Conchyliologen eine rechts gewundene Schale entstehen.

Thatsächlich erfolgt das Wachsthum der Gasteropodenschale in dieser letzteren Weise.

6.

Das dritte Moment, das wir gesondert betrachten wollen, ist eben die Aufrollung der Gasteropodenschale in einer rechts- oder linksgewundenen Schraubenfläche. Nimmt der in einer Ebene gedrehte Eingeweidesack und die Schale bei fortschreitendem Wachsthum von der nach links geneigten Lage fortschreitend eine nach hinten geneigte Lage ein, so ist das identisch mit einer fortschreitenden Verrückung des Maximalpunktes des Höhenwachsthums nach links und des Minimalpunktes nach rechts. Die nothwendige Folge davon ist die in einer rechtsgewundenen Schraubenfläche aufgerollte Gasteropodenschale.

Dabei ist in Erinnerung zu bringen:

1) dass das periphere Wachsthum constant gleich bleibt, d. h. dass bei gleich bleibendem Contour des wachsenden Mantelrandes auch die sich vergrössernde Schalenmündung die gleiche Form beibehält;

2) dass die Vergrösserung der Schale vom Mantelrande aus geschieht durch Bildung von Zuwachsstreifen, wobei die schon gebildete Schale als starres Gebilde ihre Form nicht mehr verändert;

3) dass sich der fortwachsende (Schalensubstanz absondernde) Mantelrand beim Wachsthum und beim allmählichen Uebergang von der nach links zu der nach hinten geneigten Lage der Schale selbst nicht dreht, sondern seine Lage mit Bezug auf den übrigen Körper beibehält, dass also nur die Maxima und Minima der Intensität des Höhenwachsthums sich am Mantelrand beim Wachsthum des Eingeweidesackes fortschreitend verschieben.

4) Nota bene, der stricte Beweis für die Entstehung einer rechtsgewundenen Schale ist bis jetzt nur für diejenige Zeit des ontogenetischen oder phylogenetischen Wachsthums der Schale geliefert, während welcher die Verlagerung der Schale nach hinten und die des Pallealcomplexes nach vorn erfolgt. Sind die für die Oekonomie des Thieres denkbar günstigsten Endstadien dieser Verlagerung, die vorderständige Lage der Mantelhöhle und die nach hinten gerichtete der Schale, erreicht, so tritt eine weitere Verlagerung, welche einer fortschreitenden Verschlechterung der Verhältnisse gleichkäme, nicht mehr ein. Es ist dann aber nicht ohne weiteres ersichtlich, weshalb bei aufhörender Ursache die Wirkung noch fortdauert, d. h. weshalb von dem gegebenen Zeitpunkte an der Eingeweidesack und die Schale fortfahren, in einer rechtsgewundenen Spirale und nicht symmetrisch zu wachsen. Die Erklärung dieser Punkte weiter unten.

7.

Wir haben bis jetzt im Interesse einer schärferen Beweisführung drei wichtige, bei der Bildung des Eingeweidesackes und der Schale der Gasteropoden in Betracht kommende Momente gesondert betrachtet: 1) die Bildung einer hoch thurmförmigen Schale von kegelförmiger Gestalt; 2) die spiralige Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale, und 3) die specielle Art der Aufrollung in einer rechtsgewundenen Schraubenfläche. In Wirklichkeit kamen alle drei Momente gleichzeitig zur Geltung, d. h. mit der fortschreitenden Hervorwölbung des Eingeweidebruchsackes ging Hand in Hand die Aufrollung in einer rechtsgewundenen Schraubenfläche als Folge der Drehung des sich nach links neigenden Eingeweidesackes in die nach hinten geneigte günstigste Lage, wobei der Pallealcomplex rechts nach vorn verschoben wurde.

8.

Auch die ontogenetischen Forschungsresultate lassen sich für die hier vorgetragene Theorie verwerthen. Vor allem ist die Thatsache hervorzuheben, dass der After (das Centrum des Pallealcomplexes) und die Mantelfalte anfänglich hinten liegen. Sie kommen ontogenetisch nach vorn zu liegen, nicht durch eine active Wanderung, sondern dadurch, dass die rechtsseitige Strecke zwischen Mund und After im Wachsthum zurückbleibt, während die linksseitige allein weiterwächst. Es liegt aber nicht die geringste Schwierigkeit vor, diese Art der ontogenetischen Erreichung des Endzieles mit der Art der phylogenetischen in Einklang zu bringen.

9.

Wir haben in unseren bisherigen Ausführungen die mechanisch-geometrische Betrachtungsweise in den Vordergrund gestellt. Sie deckt sich und muss sich decken mit der utilitarischen Betrachtungsweise. Jede Veränderung in der skizzirten Richtung bedeutete eine Verbesserung in der Organisation, einen Vortheil, und hatte Chancen, sich im Kampf ums Dasein zu erhalten. Die Ausbildung einer hoch thurmförmigen Schale, die wir als den Ausgangspunkt der Entwickelung der Asymmetrie der kriechenden Gasteropoden erkannt haben, ermöglicht allein einen ergiebigen Schutz des gesammten Körpers und muss unter den bestimmten Verhältnissen als nützlich anerkannt werden, ganz abgesehen davon, dass die Gasteropoden sich thatsächlich hierin von ursprünglichen Mollusken, als welche mit vielem Recht die Chitoniden gelten, unterscheiden.

10.

Es könnte ein scheinbar gewichtiger Einwand gegen unsere Ansicht vorgebracht werden. Wenn die Asymmetrie des Gasteropodenkörpers in letzter Instanz von der Ausbildung einer hoch thurmförmigen Schale herrührt und wenn die specielle Asymmetrie im Nervensystem mit einer nach einer ganz bestimmten Richtung erfolgenden Aufrollung der Schale nothwendig zusammenhängt, wie verhält es sich dann mit Formen, wie z. B. Fissurella? Die Diotocardiergattung Fissurella gehört in der That zu den ursprünglichsten Gasteropoden, weil sich die Symmetrie im Pallealcomplex noch vollständig erhalten hat. Aber Fissurella besitzt ein asymmetrisches Nervensystem, hat die typische Chiastoneurie der Prosobranchier und trotzdem — eine flache, napfförmige, symmetrische Schale. Es gesellen sich also hier ursprüngliche Charaktere der inneren Organisation zu scheinbar ursprünglichen Schalencharakteren. Letztere sind aber in der That nur scheinbar ursprüngliche, was sich systematisch und ontogenetisch nachweisen lässt. Nächste Verwandte von Fissurella, wie z. B. die uralte Gattung Pleurotomaria (Fig. 518 A), dann Polytremaria (Fig. 518 B)

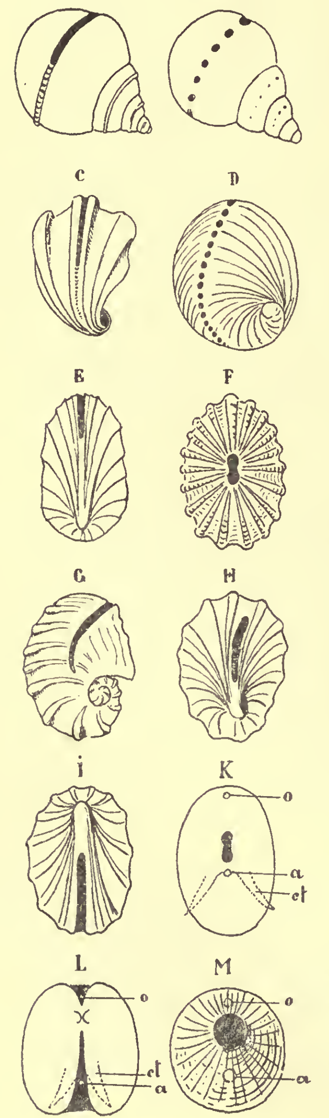


Fig. 518. **Schalen von *A* Pleurotomaria, *B* Polytremaria, *C* und *E* Emarginula, *D* Haliotis, *F* Fissurella, *G* und *H* Entwickelungsstadien der Fissurellaschale, *I* Schale der umgedrehten Gasteropodenstammform mit marginalem Schalenschlitz, *K* idem mit apicalem Schalenloch, *L* Muschelschale, *M* Dentaliumschale**, vom apicalen Schalenschlitz aus gesehen. Die Löcher und Schlitze der Schale schwarz gezeichnet. *o* Mund, *a* After, *ct* Ctenidium.

und Scissurella besitzen eine geräumige, spiralig aufgerollte, rechtsgewundene Schale. Die Schale wird flacher und die Aufrollung undeutlicher bei Haliotis (Fig. 518 D) und zum Theil auch bei Emarginula (Fig. 518 C), bis sie schliesslich bei Fissurella (Fig. 518 F) secundär wieder flach-napfförmig und symmetrisch wird. Ja es durchläuft Fissurella ontogenetisch noch ein deutlich spiralig gewundenes Emarginulastadium (Fig. 518 G, H). Daraus schliessen wir mit aller in morphologischen Fragen erreichbaren Sicherheit, dass die äusserlich symmetrische Fissurella von Formen mit spiralig gewundener, hoher Schale abstammt. Ihre Rückkehr zu einer flachen, symmetrischen mag in ähnlicher Weise auf der Anpassung an bestimmte biologische Verhältnisse beruhen, wie bei den Patelliden, Capuliden etc.

11.

Unser Erklärungsversuch scheint uns noch auf manche weitere bis jetzt nicht berührte Probleme der Molluskenmorphologie neues Licht zu werfen, so namentlich auf die Asymmetrie des Pallealcomplexes der meisten Gasteropoden. Viele Diotocardier, alle Monotocardier, alle Opisthobranchiata und alle Pulmonata zeigen eine auffällige Asymmetrie ihres Pallealcomplexes. Diese Asymmetrie besteht zumeist darin, dass eine Kieme, ein Osphradium und eine Nephridialöffnung fehlt. Auch in der inneren Organisation zeigen sich die Wiederklänge dieser Asymmetrie, so im Nervensystem, in dem Fehlen einer Niere und eines Herzvorhofes. Bei genauerem Zusehen stellt es sich heraus, dass die ursprünglich linke Hälfte des Pallealcomplexes fehlt (sie würde jetzt bei einem Prosobranchier in der Mantelhöhle rechts neben dem After liegen). Der After bildet also jetzt nicht mehr das Centrum der Pallealgruppe, sondern er liegt zu äusserst auf der einen Seite. Indem bei den Prosobranchiern z. B. die ursprünglich linke Hälfte (sie würde jetzt rechts liegen) des Pallealcomplexes verschwunden ist, rücken jetzt diejenigen Organe des Complexes (die ursprünglich rechten), die sich erhalten haben, von links her in die Lücke. In Folge dessen finden wir den After nicht mehr vorn in der Mittellinie, sondern vorn auf der rechten Seite, hart auf der äussersten Rechten der Mantelhöhle.

Warum aber ist bei den Monotocardiern, Opisthobranchiern und Pulmonaten die ursprünglich linke Hälfte des Pallealcomplexes verschwunden?

Zur Beantwortung dieser Frage kehren wir zu Paragraph 3 zurück, in welchem wir gesehen haben, dass, wenn die thurmförmige Schale die einzig mögliche seitwärts geneigte Lage einnimmt, dabei die Mantelhöhle mit ihrem Pallealcomplex unter ungleiche Druckverhältnisse kommt. Wird die Schale nach links geneigt getragen, so ist die Stelle des grössten Druckes in der hinterständigen Mantelhöhle links, und der Druck nimmt von dieser Stelle nach rechts fortschreitend ab. Diese verschiedenen Druckverhältnisse erhalten sich auch während der ganzen Zeit, während welcher die Schale sich nach hinten, der Mantelcomplex nach vorn verlagert. Anders ausgedrückt, d. h. für unsere Theorie verwerthet, heisst das: Schon beim ersten Anfang der Ausbildung der Gasteropodenorganisation geriethen die ursprünglich linksseitigen Organe des Pallealcomplexes in ungünstige Verhältnisse. In der linksseitig eingeengten Mantelhöhle musste vornehmlich das Ctenidium kleiner, rudimentär werden und es konnte ganz verschwinden.

Bei manchen Diotocardiern (den sogenannten Azygobranchiern), bei allen Monotocardiern und bei den Opisthobranchiaten ist in der That die ursprünglich linke (sie würde jetzt rechts liegen) Hälfte des Pallealcomplexes völlig verschwunden. Dass bei den Pulmonaten auch noch die einzige ursprünglich rechte Kieme verschwunden ist, hat seinen Grund im Uebergang zur Lungenathmung. Um so interessanter ist es, dass sich bei den Basommatophoren wenigstens noch das ursprünglich rechte Osphradium erhalten hat.

Wenn aber die ursprünglich linke Kieme nicht ganz verschwunden, sondern nur kleiner geworden ist, so müssen wir erwarten, dass bei denjenigen Diotocardiern, die noch zwei Kiemen besitzen, die ursprünglich linke (d. h. die nunmehrige rechte) die kleinere sei. Dies muss wenigstens für die ursprünglicheren Formen mit noch gewundener Schale gelten.

Uns sind nun die betreffenden Verhältnisse nur bei Haliotis und Fissurella bekannt. Bei Haliotis, dessen Schale noch gewunden ist, ist in der That die rechte (ursprünglich linke) Kieme kleiner als die linke. Bei Fissurella, Subemarginula aber, wo die Asymmetrie im Mantelraum sich ausgeglichen hat, hat sich auch wieder der Grössenunterschied in den Kiemen ausgeglichen.

12.

Wir kommen jetzt zu einem anderen unerledigten Punkte. Weshalb fährt die Schale auch dann noch fort asymmetrisch zu wachsen, sich in einer rechtsgewundenen Spirale aufzurollen, wenn die primäre causa efficiens, der Uebergang von der nach links geneigten Lage der Schale in die nach hinten geneigte bei gleichzeitiger Wanderung des Pallealcomplexes und Verschiebung der Mantelhöhle nach vorn, aufgehört hat zu wirken, d. h. wenn die Schale ihre definitive nach hinten geneigte Lage, der Pallealcomplex die vorderständige Lage eingenommen hat? Die Erklärung liegt eben in den so frühzeitig auftretenden asymmetrischen Raumverhältnissen der Mantelhöhle, die von Anfang an rechts (jetzt links) geräumiger wurde als links, so dass die ursprünglich linksseitige Hälfte des Pallealcomplexes verkümmerte. Die Asymmetrie des Pallealcomplexes und der Mantelhöhle blieb auch nach der definitiven Ordnung der Lageverhältnisse der Schale und des Pallealcomplexes der Prosobranchien bestehen, d. h. das asymmetrische Wachsthum und damit die fortdauernde Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale in einer rechtsgewundenen Spirale blieb bestehen.

Nur in Folge ganz besonderer Verhältnisse, die eine flache, napfförmige Schale nützlich erscheinen lassen, konnte die Ausgleichung der Asymmetrie des Pallealcomplexes und der Mantelhöhle resp. Mantelfalte sich als nützlich erweisen, indem dann ein symmetrisches Wachsthum der Schale und bei geringem Unterschied zwischen dem Maximum und Minimum der Intensität des Höhenwachsthums eine wenig aufgerollte Schale, bei starkem peripheren Wachsthum, bei geringem Höhenwachsthum eine flach-napfförmige Schale entstehen konnte (Haliotis, Emarginula, Fissurella, Patella etc.).

13.

Die Chiastoneurie kommt nur dann zu Stande, wenn die ursprünglich rechte Hälfte des Pallealcomplexes vorn die Mediane nach links hinüber überschreitet.

Diese Ueberschreitung der Symmetrieschwelle hat bei den Proso-

branchiern wirklich stattgefunden. Bei ihnen liegt die ursprünglich rechte Kieme weit links in der Mantelhöhle. Dabei hat sich bei den Azygobranchiern und Monotocardiern der Enddarm mit dem After aus der Mediane heraus in die engere, kiemenlose, aber für die Aufnahme des Enddarmes genügend weite nunmehrige rechte (ursprünglich linke) Hälfte der Mantelhöhle verlagert. Die Prosobranchier sind Streptoneuren.

Bei den in Betracht kommenden Opisthobranchiern (den Tectibranchiata) finden wir den Pallealcomplex auf der rechten Körperseite. Nirgends hat er vorn die Mediane überschritten. Die Opisthobranchier sind dementsprechend keine Chiastoneuren, ihre Visceralconnective kreuzen sich nicht.

Bei den Pulmonaten ist zwar der Pallealcomplex weit nach vorn gerückt, aber er hat die Mediane mit keinem Organ überschritten, welches, das Parietalganglion und das rechte Visceralconnectiv mit sich ziehend, eine Chiastoneurie hätte hervorbringen können. Denn auch diejenige Kieme, die sich sonst allein erhält, die linke (ursprünglich rechte), ist bei den Pulmonaten (offenbar frühzeitig) verschwunden. Das Osphradium, welches sich bei Wasser-Pulmonaten erhält, ist das ursprünglich rechte und liegt thatsächlich noch rechts. Dabei ist es für die Auffassung der Verhältnisse des Nervensystems ziemlich gleichgültig, ob man annimmt, dass der Enddarm secundär wieder aus der Mediane nach rechts zurückgeschoben und das Osphradium in die Nähe des Athemloches gerückt sei, oder ob man annimmt, dass der Enddarm die Mediane überhaupt nie erreicht, das Osphradium die Mediane überhaupt nie überschritten habe.

Die Pulmonaten sind Euthyneuren.

14.

Wir haben oben in Paragraph 3 gesehen, dass bei der starken Entwickelung eines Eingeweidesackes und ursprünglich hinterständigem Pallealcomplex die nach vorn geneigte oder nach vorn eingerollte Schale unmöglich ist bei einem kriechenden Thiere, einem Gasteropoden. Diese Unmöglichkeit besteht aber nicht bei einer anderen als der kriechenden Lebensweise. Wenn z. B. bei schwimmender Lebensweise die theilweise mit Gas erfüllte Schale zugleich als hydrostatischer Apparat dient, so ist nicht einzusehen, weshalb bei stark entwickeltem Eingeweidesack derselbe mitsammt der Schale nicht nach vorn eingerollt sein könnte, wobei zugleich die ursprüngliche Lage des Pallealcomplexes, die hinterständige, als die für diesen Fall günstigste, beibehalten werden konnte. Beispiel: Nautilus und alle Nautiliden und Ammonitiden mit ihrer „exogastrisch“ d. h. nach vorn eingerollten Schale und ihrem hinterständigen Pallealcomplex (Fig. 519).

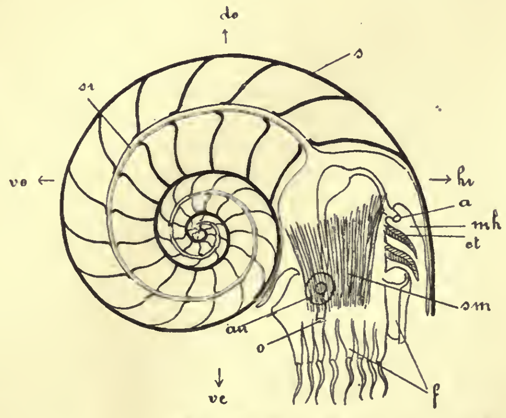


Fig. 519. **Nautilus**, schematisch. *do* Dorsal, *ve* ventral, *vo* vorn, *hi* hinten,

Eine Ausnahmestellung scheint unter allen Mollusken einzig und allein Spirula einzunehmen, aber es ist zu bedenken, erstens, dass die Schale von Spirula eine innere rudimentäre ist, und dass ihre nach rückwärts gerichtete Aufrollung die hinterständige Mantelhöhle durchaus nicht beeinträchtigt; zweitens, dass nur die moderne Gattung Spirula eine endogastrisch gewundene Schale besitzt. Die miocäne Gattung Spirulirostra hat einen in endogastrischer Richtung gekrümmten, aber nicht aufgerollten Phragmokon, und die älteren Belemmiten besitzen überhaupt keine gekrümmte oder eingerollte Schale. Ausserdem kommt die Schale der ganzen Abtheilung als eine innere und mit Bezug auf den ursprünglichen Zweck, das Thier zu schützen und zu bergen, rudimentäre überhaupt für uns gar nicht in Betracht.

Fig. 520. **Dentalium,** schematisch, von der linken Seite. *g* Geschlechtsdrüse, *kt* Kopftentakel.

Fig. 521. **Supponirte Zwischenform zwischen Dentalium-(Fig. 520) und Gasteropodenstammform (Fig. 522),** von der linken Seite.

Fig. 522. **Supponirte Stammform der Gasteropoden,** von der linken Seite.

15.

Wenn eine Schnecke eine Lebensweise führt, wie eine im Schlamme lebende Muschel, so ist nicht einzusehen, weshalb sich die Schale nicht einfach thurmförmig verlängern und weshalb der Mantelcomplex und die Mantelhöhle nicht hinten verbleiben sollte. Dentalium (Fig. 520) ist deutlich in dieser Lage, ist das an die Lebensweise im Schlamme angepasste symmetrische Urgasteropod mit thurmförmiger Schale und hinterständigem Pallealcomplex. Die am oberen, aus dem Schlamme hervorragenden Schalenende liegende, morphologisch äusserst wichtige Schalenöffnung entspricht physiologisch den Siphonen der Schlammmuscheln.

Auch von unserem Gesichtspunkte aus erscheint der Vergleich von Dentalium mit einer Fissurella, deren Pallealcomplex zurückgedreht und deren Schale hoch thurmförmig verlängert wäre, in jeder Beziehung durchaus zutreffend. Eine solche zurückgedrehte Fissurella würde aber fast genau der supponirten symmetrischen Gasteropodenstammform

entsprechen, bei der wir aber annehmen müssen, dass ein Mantel- und Schalenschlitz bis zum Mantel- und Schalenrande reichte.

Die in neuerer Zeit genauer bekannt gewordene Anatomie der Protobranchiaten, vornehmlich die hinterständige Lage der zwei Kiemen, die Kriechsohle am Fuss, das Vorhandensein der Pleuralganglien, erlaubt auch eine Zurückführung der Lamellibranchier auf die Gasteropodenstammform, wobei der Schlitzrand des Mantels dem hinteren oder Siphonalrand des Mantels der Lamellibranchier entspricht. Die betreffenden, in ähnlichen physiologischen Verhältnissen befindlichen Mantelränder der Fissurelliden, Haliotiden, Lamellibranchier weisen häufig in übereinstimmender Weise Tentakel, Papillen etc. auf.

Dentalium, als ein nicht frei kriechendes, sondern limicoles Thier, passt auch insofern in unsere Theorie, als die freilich nur schwach gekrümmte Schale nach vorn gekrümmt ist und der Spindelmuskel an der Vorderseite des Eingeweidesackes liegt.

16.

Rechts- und linksgewundene Schnecken. Die meisten Gasteropoden besitzen einen rechtsgewundenen Eingeweidesack und entsprechende Schale. Diese Windungsrichtung wurde bestimmt dadurch, dass der Eingeweidesack und die Schale sich ursprünglich auf die linke Seite und dann immer mehr nach hinten neigte, wobei der Pallealcomplex sich auf der rechten Seite in der Mantelfurche nach vorn verschob. Weshalb die linke Seite die bevorzugte war, lässt sich natürlich nicht sagen. Ebensogut konnte sich die Schale zuerst auf die rechte Seite und von da aus successive nach hinten neigen, wobei dann der Pallealcomplex sich auf der linken Seite des Eingeweidesackes in der Mantelfurche nach vorn verschob. Die Asymmetrie hätte dann gerade die entgegengesetzte werden müssen. Um einen concreten Fall herauszugreifen, hätte bei einem Monotocardier mit linksgewundenem Eingeweidesack und entsprechend gewundener Schale das ursprünglich linke Parietalganglion zum nunmehr auf der rechten Seite gelegenen Supraintestinalganglion werden müssen. Es wäre die ursprünglich rechte Hälfte des Pallealcomplexes verschwunden, und die sich erhaltende linke würden wir jetzt auf der rechten Seite des links gelegenen Afters oder Enddarmes antreffen.

Es giebt nun bekanntlich in der That linksgewundene Gasteropoden. Viele derselben haben die dieser Windungsrichtung entsprechende inverse Lage der asymmetrischen Organe, so unter den Prosobranchiern Neptunea contraria, Triforis und gelegentlich auftretende linksgewundene Exemplare von Buccinum; unter den Pulmonaten Physa, Clausilia, Helicter, Amphidromus und gelegentlich auftretende linksgewundene Individuen von Helix- oder Limnaeaarten. Bei Bulimus perversus, wo die Individuen indifferent rechts oder links gewunden sind, wechselt mit der Richtung der Schalenmündung auch die specielle Asymmetrie der asymmetrischen Organe.

17.

Falsch rechtsgewundene und falsch linksgewundene Gasteropoden. Wir wissen nun aber, dass es rechtsgewundene Schnecken giebt, welche die Organisation linksgewundener besitzen. Hierher gehören unter den Prosobranchiern die linksgewundene Untergattung Lanistes des Genus Ampullaria, unter den Pulmonaten Choa-

nomphalus Maacki und Pompholyx solida, unter den Opisthobranchiern diejenigen Pteropoden, welche, sei es im erwachsenen Zustande (Limacinidae), sei es im Larvenzustande (Cymbuliidae) eine gewundene Schale besitzen. Diese Thatsache lässt sich mit unserem Erklärungsversuch der Asymmetrie der Gasteropoden absolut nicht vereinigen, denn dieser weist einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Richtung der spiraligen Aufrollung der Schale und des Eingeweidesackes einerseits und der speciellen Asymmetrie der asymmetrischen Organe anderseits nach. Nun wurden die eben erwähnten Ausnahmen in folgender durchaus plausiblen Weise erklärt. Die Spira einer rechtsgewundenen Schale z. B. kann sich immer mehr abflachen, so dass eine in einer Ebene — oder annähernd — aufgerollte Schale zu Stande kommt. Dann kann die Spira an der gegenüberliegenden Seite, wo ursprünglich der Nabel lag, wieder hervorbrechen, so dass jetzt an der Nabelseite eine falsche Spira, an der Spiraseite ein falscher Nabel zu Stande kommt.

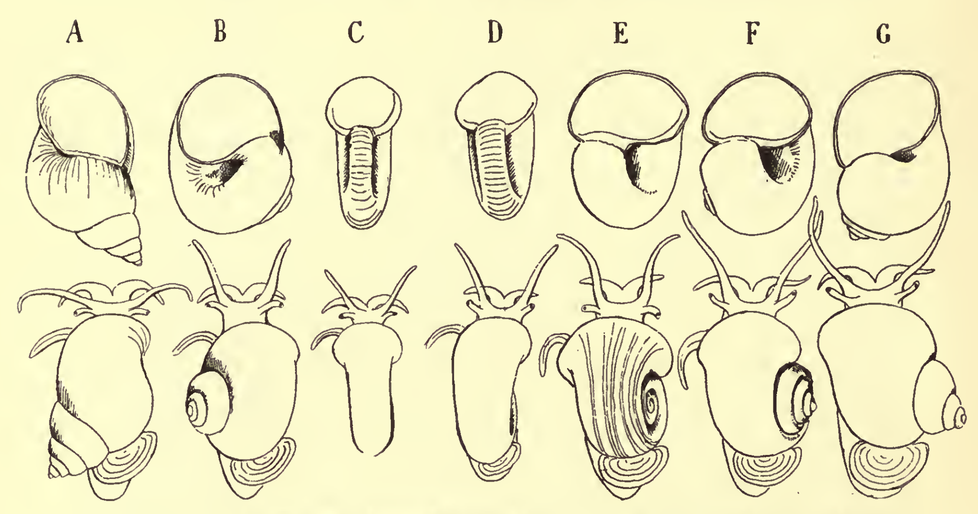


Fig. 523. **7 Formen von Ampullaria-Schalen** (in verschiedenem Maasse verkleinert), in der oberen Reihe von der Schalenmündung aus gesehen, in der unteren Reihe von der Rückenseite gezeichnet. Kopf, Fuss und Operculum sind willkürlich eingezeichnet, nur zu dem Zwecke, die rechts- und linksgewundenen Formen leichter vergleichen zu können.

Diese Uebergänge von einer rechtsgewundenen Schale zu einer falsch linksgewundenen, genetisch aber rechtsgewundenen, haben wir an der Hand von 7 Arten der Gattung Ampullaria bildlich dargestellt (Fig. 523). Ampullaria Swainsoni Ph.? (G) und A. Geveana Sam. (F) sind rechtsgewunden mit deutlich vorragender Spira. Ampullaria crocostoma Ph. (E) besitzt eine flache Spira, A. (Ceratodes) rotula Mss. (D) und A. (Ceratodes) chiquitensis d'Orb. (C) besitzen schon eine durchgedrückte oder vertiefte Spira, aber trotzdem noch einen ächten Nabel auf der Nabelseite. Bei A. (Lanistes) Bolteniana Chemn. (B) und noch mehr bei A. purpurea Jon. (A) tritt die durchgedrückte Spira auf der Nabelseite als falsche Spira frei vor, und an der Spiraseite findet sich jetzt ein falscher Nabel.

So plausibel diese Erklärung auch sein mochte, der wirkliche Beweis, dass sie richtig ist, ist erst durch Feststellung folgender Thatsachen ge-

liefert. Wo ein spiraliges Operculum vorkommt, ist die Richtung der Spirale an diesem der Spiralrichtung der Schale entgegengesetzt (Fig. 524 A, B und C), und der Spiralenanfang ist immer der Nabelseite der Schale zugekehrt. Lanistes hat nun zwar kein spiralig gewundenes Operculum, aber die Pteropoden besitzen ein solches. Nun ist das Operculum bei den Pteropoden, die bei linksgewundener Schale die Organisation rechtsgewundener Gasteropoden haben, genau so wie bei einer rechtsgewundenen Schale. Das (immer von der freien Seite betrachtete) Operculum ist in der That bei Peraclis, bei den Larven der Cymbuliidae und bei Limacina retroversa FLEMMING linksgewunden, und die Anfangsstelle seiner Windung ist der (falschen) Spira zugekehrt, welche bei diesen falsch linksgewundenen Gasteropoden an der Stelle des ursprünglichen Nabels liegt.

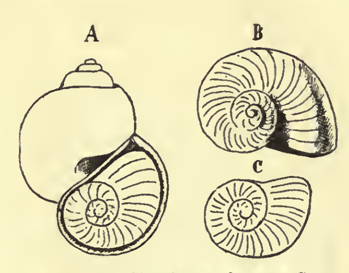


Fig. 524. **Choristes elegans** Corp. *A* mit Operculum in situ (nach (VERRILL), *B* Schale von der Spiraseite, *C* Deckel von der Aussenseite.

So sehen wir die scheinbaren Ausnahmen in willkommenster Weise die Regel bestätigen.

XV. Sinnesorgane.

A) Organe des Hautsinnes.

In der Haut der Mollusken finden sich in verschiedener Anordnung und Zahl Epithelsinneszellen (FLEMMING'sche Zellen), die über grössere Strecken zerstreut sein können. Ihrer Form nach können wir zwei Arten solcher Sinneszellen unterscheiden. Die einen finden sich, wie es scheint, nur bei Lamellibranchiern. Es sind grosse Epithelzellen mit grossem, an der Begrenzung der äusseren Körperoberfläche Theil nehmendem Endplateau, welches ein Büschel nach aussen vorragender Sinneshaare trägt (Pinselzellen). Die zweiten kommen allgemein verbreitet vor. Es sind langgestreckte Faden- oder Spindelzellen, die nur an der Stelle, wo der Kern liegt, angeschwollen sind. Bald tragen sie ein Büschel von Sinneshaaren, bald nicht. Beide Arten von Zellen setzen sich an ihrer Basis in eine Nervenfaser fort, welche in das Nervensystem hinein verläuft. Eine scharf umgrenzte, specifische Function dürfte diesen Epithelzellen wohl kaum zuzuschreiben sein. Sie mögen noch empfindlich sein für sehr verschiedene Reize, hauptsächlich mechanische und chemische, und sie mögen also in unbestimmter Weise die Rolle von Tast-, Geruchs- und Geschmackszellen spielen. Ihre Function mag sich nur da etwas mehr specialisiren, wo sie an bestimmten Körperzellen in grösserer Anzahl zusammengedrängt vorkommen und besondere Sinnesorgane darstellen. Zwischen den einzelnen Sinneszellen eines solchen Hautsinnesorganes erhalten sich aber immer noch andere Epithelzellen: Drüsenzellen, Flimmerzellen, Stützzellen etc.

1. Tastorgane.

An exponirten Körperstellen wird wahrscheinlich die Tastfunction der Hautsinneszellen in den Vordergrund treten: so an den Tentakeln,

Epipodialfortsätzen, Siphonen, am Mantelrand der Lamellibranchien, am Fussrande etc. etc. Immerhin ist auch für diese Stellen nicht anzunehmen, dass die an ihnen befindlichen Sinneszellen nur für mechanische Reize empfindlich sind.

2. Geruchsorgane.

a) Das Osphradium.

Wie bei Prosobranchiern nachgewiesen wurde, kommen Sinneszellen im ganzen, der Mantelhöhle zugekehrten, also inneren Epithel des Mantels zerstreut zwischen den anderen Epithelzellen vor. Es lassen sich nämlich hier, wie auch an anderen Körperstellen, drei Arten von Epithelzellen nachweisen: 1) Indifferente Epithelzellen. Diese können gelegentlich Pigment enthalten, sie sind meist bewimpert. 2) Drüsenzellen. 3) Sinneszellen. Das numerische Verhältniss dieser drei Zellenarten kann in verschiedenen Bezirken des Mantels wechseln. Prädominiren die Drüsenzellen, so nimmt der betreffende Bezirk einen vorwiegend drüsigen Charakter an und kann sich sogar zu einer scharf localisirten Epitheldrüse (z. B. Hypobranchialdrüse) ausbilden. An den Kiemen prädominiren die indifferenten Wimperzellen. Prädominiren die Sinneszellen, so nimmt der betreffende Bezirk einen vorwiegend sensoriellen Charakter an. Er wird, wenn er sich scharf localisirt, und wenn die Sinneszellen immer mehr vorherrschen, zu einem Sinnesorgane des Mantels. Die allmähliche Ausbildung und fortschreitende Differenzirung eines solchen pallealen Sinnesorganes lässt sich besonders schön bei den Prosobranchiern verfolgen. Das Sinnesorgan ist kein anderes als das Osphradium. Vermöge seiner Lage in der Mantelhöhle und speciell in der Nähe der Kiemen wird man geneigt sein, zu vermuthen, dass seine Hauptfunction die der Untersuchung der Beschaffenheit des Athemwassers sei, mit anderen Worten, dass es vorwiegend als Geruchsorgan functionire.

Das Osphradium ist unter den Prosobranchiern am wenigsten differenzirt bei den Diotocardiern. Bei den Fissurelliden existirt es noch gar nicht als scharf localisirtes Organ. Bei den Monotocardiern differenzirt es sich immer mehr, bekommt ein besonderes Ganglion und erreicht schliesslich bei den Toxiglossen das Maximum seiner Entwickelung.

Eine Uebersicht über die Lagerungs- und Zahlenverhältnisse des Osphradiums ist schon in einem anderen Kapitel (p. 642) gegeben worden. Auf eine ausführliche Darstellung der besonderen Form und des besonderen Baues des Osphradiums in den verschiedenen Abtheilungen der Mollusken müssen wir verzichten. Wir wollen uns darauf beschränken, das hoch entwickelte Osphradium eines Toxiglossen, der Cassidaria tyrrhena, zu beschreiben.

Das Osphradium von Cassidaria liegt als ein längliches, an beiden Enden zugespitztes Organ links vom Ctenidium am Mantel in der Mantelhöhle. Es sieht wie bei anderen stark specialisirten Monotocardiern aus (Fig. 454, p. 645) wie eine zweizeilig gefiederte Kieme und ist deshalb auch als „Nebenkieme" betrachtet und bezeichnet worden. Es besteht aus einem sich auf dem Mantel erhebenden, im Querschnitte annähernd viereckigen Wulste, welcher jederseits 125—150 flache Blättchen trägt, die auf der Fläche des Mantels senkrecht stehen und dicht gedrängt sind, so dass die Flächen der aufeinanderfolgenden Blättchen aneinander liegen. Der Wulst wird fast ausschliesslich von einem gestreckten Ganglion, dem

Osphradialganglion gebildet. Von diesem Ganglion erhält jedes Blättchen einen besonderen Nerven, der seiner unteren, gegen die Mantelhöhle vorragenden Kante entlang verläuft und 4 Hauptzweige in das Blättchen entsendet. An der dorsalen, dem Mantel zugekehrten Seite enthält jedes Blättchen Blutsinusse, die mit einem über dem Ganglion im Wulste liegenden Sinus communiciren. Die erwähnten Hauptzweige verästeln sich. Ihre letzten, feinsten Aestchen durchsetzen die Stützmembran zwischen Epithel und dem subepithelialen Gewebe und verbinden sich mit verästelten, im Epithel (interepithelial) liegende Ganglienzellen, von denen eine jede mit einer spindelförmigen Epithelsinneszelle in Verbindung steht. Die verästelten interepithelialen Nervenzellen stehen untereinander durch ihre Fortsätze im Zusammenhang.

Das beschriebene Sinnesepithel ist an der unteren, der Mantelhöhle zugekehrten Oberfläche der Osphradialblättchen entwickelt, und in dieser Gegend sind die indifferenten, cilienlosen Epithelzellen mit Körnern gelben Pigmentes erfüllt, während diese Zellen in der oberen Region eines jeden Blättchens pigmentlos und bewimpert sind. Auch Drüsenzellen sind — in bestimmter Anordnung — im Epithel der Osphradialblättchen vorhanden.

Was die Innervation des Osphradiums anbetrifft, so entspringt der Osphradialnerv gewöhnlich aus dem Pleurovisceralconnectiv und zwar da, wo ein Parietalganglion vorhanden ist, aus diesem; bei den Lamellibranchiaten kommt er von dem Parietovisceralganglion. Meist ist der Osphradialnerv ein Seitenzweig des Kiemennerven.

Wichtig ist der bei Lamellibranchiaten erbrachte Nachweis, dass die Fasern der Osphradialnerven, obschon diese Nerven von dem Parietovisceralganglion kommen, nicht aus diesem selbst entspringen, dass sie sich vielmehr direct in die Pleurovisceralconnective fortsetzen und in den Cerebralganglien wurzeln.

b) Riechtentakel.

Gewisse, freilich nicht ganz einwandfreie Experimente scheinen zu zeigen, dass die grossen oder Augententakel der Landpulmonaten auch im Dienste der Geruchswahrnehmung stehen. Ebenso sollen nach einer allgemein verbreiteten, aber noch unbewiesenen Ansicht die hinteren oder dorsalen Tentakel (Rhinophoren) der Opisthobranchier Geruchsorgane sein. Diese Rhinophoren (Fig. 475, p. 672) zeigen häufig Oberflächenvergrösserungen, vielfach in Form von mehr oder weniger zahlreichen, ringförmigen Lamellen, welche den Tentakel kragenförmig umgeben. Oft auch sind diese Rhinophoren ohrförmig oder dütenförmig eingerollt. Nicht selten sind sie in besondere Gruben oder Scheiden zurückziehbar. Sie werden vom Gehirnganglion aus durch einen Nerven innervirt, welcher an ihrer Basis ein Ganglion bildet.

Am seitlichen und unteren Rande der Kopfscheibe der Cephalaspidea, welches Organ man als aus der Verschmelzung der Labialtentakel und Kopftentakel hervorgegangen betrachtet, finden sich als Geruchsorgane gedeutete Gebilde, die da, wo sie am besten ausgebildet sind, aus mehreren sich auf der Kopfscheibe erhebenden parallelen „Riechlamellen“ bestehen.

c) Riechgruben der Cephalopoden.

Bei den Dibranchiaten liegt jederseits über den Augen eine als Geruchsorgan gedeutete Grube, deren Epithelboden aus Wimperzellen

und Sinneszellen besteht. Unter dieser Grube findet sich ein „Riechganglion“, das dem Opticus dicht anliegt. Die zum Ganglion verlaufenden Nervenfasern kommen vom Ganglion opticum, stammen wohl aber in letzter Linie aus dem Cerebralganglion. Der Gedanke liegt nahe, diese Geruchsorgane als Reste der hinteren Tentakel der Gasteropoden aufzufassen, sie zu vergleichen mit den Rhinophoren der Opisthobranchier. An der Stelle der Geruchsgrube findet sich bei Nautilus der obere Augententakel. Wir haben schon früher gesehen, dass Nautilus noch echte Osphradien besitzt.

d) Das palleale Sinnesorgan der Lamellibranchier.

Bei mehreren Asiphoniaten sind ausser den Osphradien noch epitheliale Sinnesorgane nachgewiesen worden, welche auf kleinen Falten oder Höckern rechts und links neben dem After, zwischen diesem und dem Hinterende der Kieme liegen. Sie werden von einem Zweig des hinteren Mantelnerven innervirt.

Epitheliale Sinnesorgane von verschiedener Form (Platten von Sinnesepithel, Sinneslamellen, Sinneswülste, Büschel von kleinen Tentakeln) finden sich auch bei Siphoniaten am Mantel, und zwar auf dem Rückziehmuskel der Siphonen, an der Basis des Branchialsiphos. Auch diese pallealen Sinnesorgane der Siphoniaten werden vom hinteren Pallealnerven innervirt und dürften den analen Sinnesorganen der Asiphonier entsprechen. Ihre Function ist unbekannt. Man vermuthet, dass sie derjenigen des Osphradiums analog sei.

e) Die Geruchsorgane der Chitonen.

In der Mantelrinne der Chitonen existiren epitheliale Sinnesorgane, die als Geruchsorgane gedeutet worden sind. Es handelt sich um Leisten oder Wülste, an denen das ausserordentlich erhöhte Epithel aus Drüsenzellen und fadenförmigen Sinneszellen besteht. Bei Chiton laevis und Ch. cajetanus finden sich jederseits in der Mantelrinne zwei sich in der ganzen Länge der Kiemenreihe erstreckende Sinnesleisten, von denen die eine, die parietale, der äusseren Wand der Furche angehört, während die andere, die paraneurale Leiste, dem Boden der Furche entlang, also über der Kiemenbasis und unter dem Pleurovisceralstrang verläuft. Es setzt sich die Paraneuralleiste eine kurze Strecke weit auf die Innenseite einer jeden Kieme fort, so dass jede Kieme einen epibranchialen Sinneshöcker besitzt. Vor dem ersten Kiemenpaar und in der Gegend des letzten werden die Sinneszellen auf den paraneuralen Sinnesleisten im Vergleich zu den Drüsenzellen viel zahlreicher. Chiton siculus, Ch. Polii und Acanthochiton (bei diesen reichen die zahlreichen Kiemen weit nach vorn) besitzen die parietalen und die paraneuralen Sinnesleisten nicht. Bei ihnen beschränkt sich das Sinnesepithel auf je zwei Epithelwülste, welche paraneural hinter dem letzten Kiemenpaare gelegen sind und an welche sich ein hohes Epithel anschliesst, welches die Mantelwand des hintersten Raumes der Kiemenfurche überzieht.

Alle diese Sinnesepithelien scheinen von den Pleurovisceralsträngen aus innervirt zu werden.

Die Frage nach den Beziehungen dieser Sinnesepithelien der Chitoniden zu den Osphradien der übrigen Mollusken ist ebenso naheliegend, als schwer zu beantworten. Der Lage nach entsprechen den Osphradien

am besten die epibranchialen Verlängerungen der Paraneuralleisten von Chiton laevis und Ch. cajetanus.

3. Die „Seitenorgane" der Diotocardier.

An der Basis der Epipodialtentakel von Fissurella und Trochiden, an der Basis der unteren Tentakel der Epipodialkrause von Haliotis und bei dieser letzteren Gattung noch an anderen Stellen in der Nähe der Krause finden sich Sinnesorgane, die mit den Seitenorganen der Anneliden verglichen worden sind. Sie bestehen aus einem Hofe von Sinnesepithel, der sich kugelförmig vorwölben und grubenförmig vertiefen kann. Das Epithel dieser Sinnesorgane, die an der Unterseite der Basis der Epipodialtentakel liegen, besteht aus je mit einer Sinnesborste versehenen Sinneszellen und pigmentführenden Stützzellen. Die Innervation geschieht für jedes Sinnesorgan durch den betreffenden Tentakelnerven, der vom Pedalstrange stammt und in der Basis eines jeden Epipodialtentakels ein Ganglion bildet.

4. Geschmacksorgane.

Falten und Wülste der Mundhöhle sind in einigen Abtheilungen der Mollusken als Geschmacksorgane gedeutet worden, doch immer ohne physiologische, fast immer ohne histologische Begründung. Nur in wenigen Fällen, bei Chitoniden und Diotocardiern (Haliotis, Fissurella, Trochus, Turbo und Patella) wurde das Vorhandensein von sogenannten „Geschmacksbechern" auf einem Wulste der Mundhöhle nachgewiesen. Dieser „Geschmackswulst" (bei Chiton am genauesten untersucht) liegt am Boden der Mundhöhle, dicht hinter der Lippe. In seinem Epithel finden sich wenige Geschmacksbecher, gegenüber dem umliegenden Epithel etwas vertieft. Sie bestehen aus Sinneszellen mit frei vorragendem Sinneskegel und Stützzellen.

Rechts und links vom Munde der Pulmonaten liegt ein Mundlappen, unter dessen hohem, von einer dicken Cuticula überzogenem Epithel ein Ganglion liegt. Kleinere Ganglien finden sich in den am oberen Mundrande liegenden Läppchen. Alle diese Ganglien erhalten Nerven, die von einem Zweig des vorderen Tentakelnerven ausstrahlen. Die erwähnten Lappen (Semper's Organ) werden als Geschmacksorgane aufgefasst.

5. Subradulares Sinnesorgan von Chiton.

Bei Chiton wurde ein in der Mundhöhle gelegenes Sinnesorgan als Subradularorgan von unbekannter physiologischer Bedeutung beschrieben. Es ist eine „unter und vor der Radula gelegene Erhabenheit" und hat die Gestalt zweier mit den concaven Rändern aneinandergelegter Bohnen, wobei die Spalte zwischen ihnen eine Rinne repräsentirt, wo eine kleine Drüse mündet. Unter dem Organ liegen zwei Ganglien: Subradularganglien, Lingualganglien (vergl. das Kapitel: Nervensystem). Das Epithel des Organes besteht aus grün pigmentirten Flimmerzellen und zwei Arten Sinneszellen. Ein ähnliches, nicht genauer untersuchtes Organ kommt auch bei Patella vor, und an der nämlichen Stelle findet sich auch bei verschiedenen Diotocardiern eine Erhabenheit, aber ohne Sinneszellen. Die Scaphopoden besitzen ebenfalls ein Subradularorgan.

6. Die Sinnesorgane der Chitonschalen.

Auf den Schalen der Chitoniden kommen in bestimmter Anordnung zahlreiche Organe vor, die wohl mit Recht als Sinnesorgane, und zwar

als Organe des Tastgefühls betrachtet werden (Fig. 525). Sie werden Aestheten genannt und liegen in Poren des Tegmentums (vergl. p. 605). Die Aestheten sind von keulenförmiger und cylindrischer Gestalt. Jedes Aesthet trägt aussen eine tief becherförmige Chitinkappe. Vom Aesthet (Megalästhet) zweigt sich ein einfacher bis mehrfacher Kranz dünner Abzweigungen, Mikrästheten, ab, von denen eine jede mit einer Anschwellung endigt, welche ein kleineres Chitinkäppchen trägt. Der Körper der Aestheten besteht vorwiegend aus grossen, langen, drüsenähnlichen Zellen; er setzt sich in einen Faserstrang fort, der an die Basis des Tegmentums verläuft und von da an, zusammen mit den Fasersträngen der übrigen Aestheten einer Chitonschale, zwischen Tegmentum und Articulamentum hinziehend das umgebende Mantelgewebe erreicht oder das Articulamentum selbst durchsetzt.

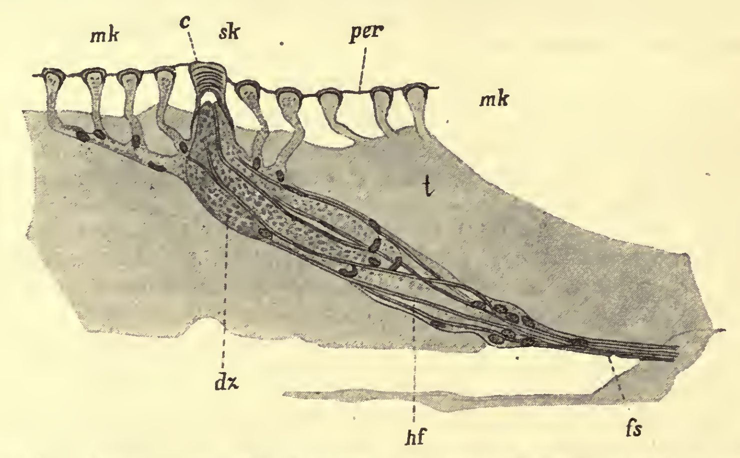


Fig. 525. Schnitt durch das Tegmentum von Chiton laevis zur Demonstration eines Aestheten, nach Blumrich. *mk* Mikrästheten, *per* Periostracum, *sk* Hauptästhet, *t* Tegmentum, *dz* drüsenähnliche Zellen, *hf* helle Fasern, *fs* Faserstrang, *c* Chitinkappe.

Die Deutung der einzelnen Formbestandtheile der Aestheten und ihrer Faserstränge ist noch nicht sicher. Es ist wahrscheinlich, dass sie von dorsalen Seitenästen der Pleurovisceralstränge innervirt werden. Vor allem weiss man nicht, ob die Faserstränge der Aestheten ihre Nerven sind oder ob die in ihrem Inneren verlaufenden hellen Fasern langgestreckte Sinneszellen sind, deren Kerne zwischen den Drüsenzellen des Aesthetenkörpers liegen würden und die mit Nervenfasern in Zusammenhang stünden.

Die Annahme erscheint gerechtfertigt, dass die Aestheten nur Modificationen der Stacheln mit ihren Papillen und Bildungszellen sind, welche im Integument der Chitonen so verbreitet vorkommen. Die Chitinkappen würden dann einem Theile der chitinigen Basis der Stacheln entsprechen.

Dafür, dass die Aestheten Sinnesorgane sind, spricht besonders auch der Umstand, dass bei einzelnen Chitonenarten einzelne Megalästheten zu Augen umgewandelt sind.

Jedes Auge ist von einer Pigmenthülle umgeben, welche von den Mikrästheten durchsetzt wird, und aussen bedeckt von einer gewölbten Lage des Tegmentums, welche die Cornea des Auges bildet.

Unter der Cornea findet sich eine Linse und unter dieser eine als Retina betrachtete Zelllage, an welche sich ein demjenigen der Aestheten entsprechender Faserstrang (Opticus?) anheftet.

B) Gehörorgane.

Alle Mollusken mit einziger Ausnahme der Amphineuren besitzen Gehörorgane, welche ontogenetisch sehr frühzeitig auftreten. Es sind zwei, meist allseitig geschlossene Hörbläschen (Otocysten), deren Epithelwand gewöhnlich aus Wimperzellen und Sinneszellen besteht. In dem von Flüssigkeit erfüllten Binnenraume des Bläschens sind Gehörsteinchen (Otolithen) in verschiedener Zahl (von 1 bis über 100), Grösse, Form und chemischer Beschaffenheit suspendirt und beim lebenden Thiere in zitternder Bewegung.

Was die Lage der beiden Otolithen anbetrifft, so finden sie sich gewöhnlich auf den Pedalganglien oder in deren Nähe, seltener weiter von ihnen entfernt. Trotzdem ist der sichere Nachweis vielfach geleistet, dass der Hörnerv nicht aus dem Pedalganglion, sondern aus dem Cerebralganglion stammt, freilich aber oft dem Cerebropedalconnectiv dicht anliegt oder zusammen mit seinen Fasern verläuft.

In den meisten Fällen entstehen die Hörbläschen durch Einstülpung vom äusseren Epithel aus. Nun ist der kürzlich geführte Nachweis von Interesse, dass bei ursprünglichen Lamellibranchiern (Nucula, Leda, Yoldia) jedes der beiden Hörbläschen noch beim erwachsenen Thiere durch einen langen Kanal an der Oberfläche des Fusses ausmündet. Die Gehörsteinchen sind hier von aussen aufgenommene Fremdkörper, Sandkörnchen. Bei Cephalopoden erhält sich wohl noch ein Rest des Einstülpungskanals als KÖLLIKER'scher Kanal; er ist aber blind geschlossen.

Die höchste Ausbildung erhalten die Gehörorgane innerhalb der Mollusken bei den guten Schwimmern, besonders den Cephalopoden und Heteropoden. Hier kommt es zur Bildung von Maculae und Cristae acusticae.

Heteropoden. Das genau untersuchte Gehörorgan von Pterotrachea (Fig. 526) hat folgenden Bau. Die Wand der Blase besteht zunächst aus einer structurlosen, von Muskel- und Bindegewebselementen umhüllten Membran. Im Innern der mit Flüssigkeit erfüllten Gehörblase ist ein kalkiger Otolith von concentrisch geschichtetem Bau suspendirt. Die Innenfläche der Blase ist von einem Epithel ausgekleidet, das aus drei verschiedenen Zellarten besteht: Hörzellen, Wimperzellen, Stützzellen. Die unbewegliche Sinneshaare tragenden Hörzellen finden sich an der der Eintrittsstelle des Hörnerven diametral gegenüberliegenden Wand der Hörblase (Macula acustica). Hier findet sich im Centrum eines von vielen Hörzellen gebildeten Hofes, von diesen durch 4 Stütz- oder Isolationszellen getrennt, eine grössere, centrale Hörzelle. An dem grösseren übrigen Theil der Hörbläschenwand finden sich zwischen indifferenten Zellen flachere Wimperzellen, welche sehr lange Wimpern oder Borsten tragen, die eigenthümliche Bewegungen zeigen. Sie können sich nämlich auf die Innenwand der Blase niederlegen und dann wieder (wie behauptet wird, bei stärkeren Schallreizen) aufrichten, so dass sie dann, gegen das Centrum der Blase vortretend, den Otolithen stützen.

Der Hörnerv, welcher an dem der Centralzelle diametral gegenüberliegenden Pol an die Hörblase herantritt, strahlt sofort in Fasern

aus, „welche, wie an einem Globus vom Pole aus die Meridiane, alle in einer Richtung über die ganze Wand der Gehörblase ausstrahlen“ um schliesslich die Hörzellen an ihrem basalen Ende zu innervieren.

Noch complicirter sind die beiden Hörbläschen der Cephalopoden, welche in zwei geräumigen Höhlen des Kopfknorpels liegen. Das Sinnesepithel findet sich hier auf einer Macula acustica und auf einer leistenförmigen, nach innen vorspringenden Crista acustica. Otolithen finden sich nur auf der Macula acustica. Der Hörnerv theilt sich in zwei Aeste, von denen der eine zur Macula-, der andere zur Crista acustica geht. Als Rest der Einstülpungsöffnung findet sich der oben erwähnte, innen flimmernde, an dem einen Ende blind geschlossene, an dem anderen sich in das Hörbläschen öffnende KÖLLIKER'sche Kanal.

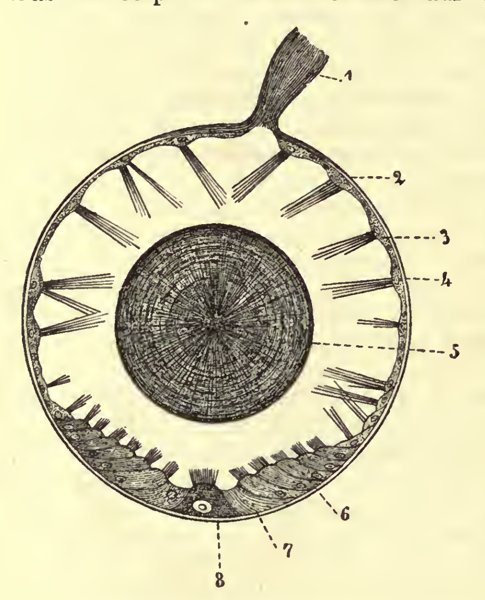


Fig. 526. Gehörorgan von Pterotrachea, nach CLAUS. 1 Hörnerv, 2 structurlose Membran, 3 und 4 Wimperzellen, 5 Otolith, 6 Hörzellen, 7 Stütz- oder Isolationszellen, 8 grosse centrale Hörzelle.

Experimentelle Untersuchungen an Cephalopoden haben dargethan, dass eine der Functionen der Gehörbläschen die ist, das Thier mit Bezug auf seine Gleichgewichtslage bei der Locomotion zu orientiren.

C) Sehorgane.

1. Augengruben.

Es sind dies die einfachsten Sehorgane. Sie bestehen aus grubenförmigen, also nach aussen offenen, Einstülpungen des Körperepithels, das am Boden der Grube die Retina bildet. Die Augengrube ist bald ziemlich flach, bald tief, von der Gestalt einer weitbauchigen Flasche, die mit einem kurzen, engen Hals mündet. Der Augennerv tritt an den Boden der Augengrube heran, um sich auf ihm auszubreiten. Die Epithelwand (Retina) der Augengrube besteht — und dies scheint für alle Gasteropodenaugen zu gelten — aus zwei Arten von langen, fadenförmigen Zellen: 1) aus hellen, pigmentlosen Zellen; 2) aus Pigmentzellen. Ob die hellen oder die Pigmentzellen oder beide Arten (?) Retinazellen sind, ist noch strittig. In den Pigmentzellen findet sich, dies ist für einige Fälle sicher nachgewiesen, das Pigment nur in der peripheren Zone, so dass die Axe der Zelle pigmentfrei ist und als erregbarer Theil betrachtet werden könnte. Die hellen Zellen würden dann indifferente Zwischenzellen oder Secretzellen sein. — Die Retina wird gegen die Höhlung der Augengrube zu überzogen von einem dicken, gallertigen Cuticularüberzug, oder es ist die ganze Augengrube erfüllt von einem oft als Linse bezeichneten Gallertkörper. Man hat

die hellen oder Secretzellen als diejenigen betrachtet, welche diese Gallertmasse absondern. Neuerdings ist man eher geneigt, die hellen Zellen für die Retinazellen zu halten.

Augengruben finden sich innerhalb der Gasteropoden nur bei den ursprüngliche Charaktere aufweisenden Diotocardiern. Sie wurden beobachtet bei Haliotiden, Patellidae, Trochidae, Delphinulidae und Stomatiidae.

Mit Hinblick darauf, dass unter allen lebenden Cephalopoden Nautilus (Fig. 527) als die ursprünglichste Form betrachtet werden muss, ist es interessant zu constatiren, dass die beiden Nautilusaugen Augengruben sind. Die Sinneszellen der Retina, das heisst der Epithelwand der Augengrube, besitzen ein gegen die Augenhöhle vorragendes cuticulares Stäbchen. Zwischen die Ausbreitung des Sehnerven und der Retina ist eine Schicht von Ganglienzellen eingeschaltet.

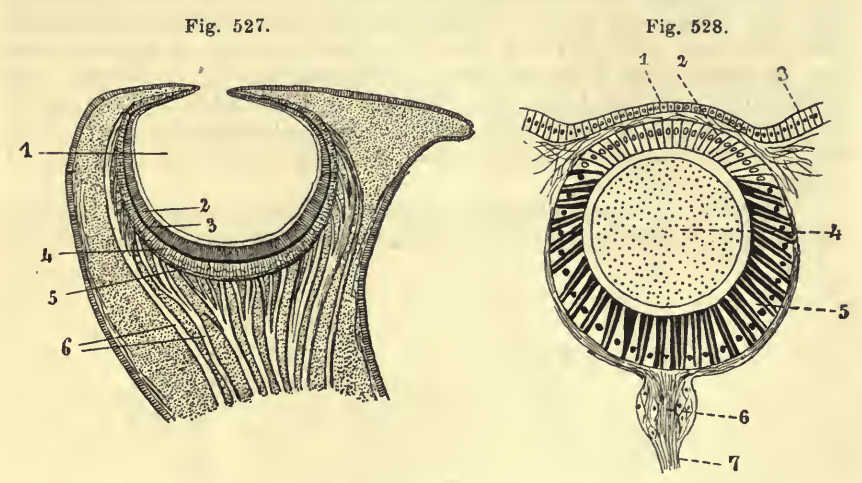


Fig. 527. Auge von Nautilus, nach Hensen. 1 Augenhöhle (Grube), 2 Stäbchenschicht, 3 Pigmentschicht, 4 Sehzellenschicht, 5 Ganglienzellenschicht, 6 Aeste des Sehnerven.

Fig. 528. Auge eines Pulmonaten. 1 Aeussere Cornea, 2 innere Cornea, 3 Körperepithel, 4 Glaskörper, 5 Retina, 6 Ganglion opticum, 7 Sehnerv.

2. Augenblasen oder Bläschenaugen.

Die Augenblasen gehen aus Augengruben ontogenetisch (und wohl auch phylogenetisch) dadurch hervor, dass die Ränder der Augengrube einander entgegenwachsen und schliesslich verschmelzen. Dadurch wird aus der Grube eine Blase, über welche das äussere Epithel continuirlich hinwegzieht (Fig. 528). Dieses äussere Epithel ist über dem Auge pigmentfrei und wird als äussere Cornea bezeichnet, während die unmittelbar darunter liegende, ebenfalls pigmentfreie Epithelwand der Augenblase als innere Cornea bezeichnet wird. Der ursprüngliche Epithelboden der Augengrube bildet auch hier die Retina. Die Retinazellen besitzen deutliche, gegen die vom Gallertkörper erfüllte Höhle der Augenblase vorragende, Stäbchen. Der Augennerv schwillt gewöhnlich, bevor er an die Retina herantritt, zu einem peripheren Ganglion opticum an.

Die Tentakelaugen der meisten Gasteropoden, mit Ausnahme jener Diotocardier, welche Grubenaugen besitzen, zeigen den hier beschriebenen einfachen Bau.

3. Das Auge der dibranchiaten Cephalopoden

gehört zu den höehstentwickelten des ganzen Thierreiches. Es ist eine Weiterbildung des Gruben- und des Bläschenauges, und wir haben gesehen, dass das Auge der Tetrabranchiaten (Nautilus) zeitlebens ein Grubenauge bleibt.

In der Ontogenie (Fig. 529) werden diese Stadien durchlaufen. Es bildet sich zunächst eine Augengrube (primäre Augengrube), dann schnürt sich dieselbe zu einer Augenblase (primäre Augenblase) ab, deren innere Wand zur Retina, deren äussere (der inneren Cornea des Bläschenauges entsprechende) Wand zum inneren Corpus epitheliale wird. Dieses embryonale Bläschenauge complicirt sich nun zunächst dadurch, dass die über dem Auge hinwegziehende Haut (äussere Cornea des Bläschenauges) sich in Form eines Ringwalles erhebt und dann über dem Auge gegen die Axe desselben zu diaphragmaartig vorwächst. Das Diaphragma wird zur Iris, die Oeffnung in demselben zur Pupille. Die zwischen der kreisförmigen Irisbasis sich ausdehnende Haut liegt dem inneren Corpus epitheliale dicht an und wird zum äusseren Corpus epitheliale.

Das innere Corpus epitheliale bildet nach innen, gegen die Höhlung der primären Augenblase zu eine annähernd halbkugelige Linse, ebenso

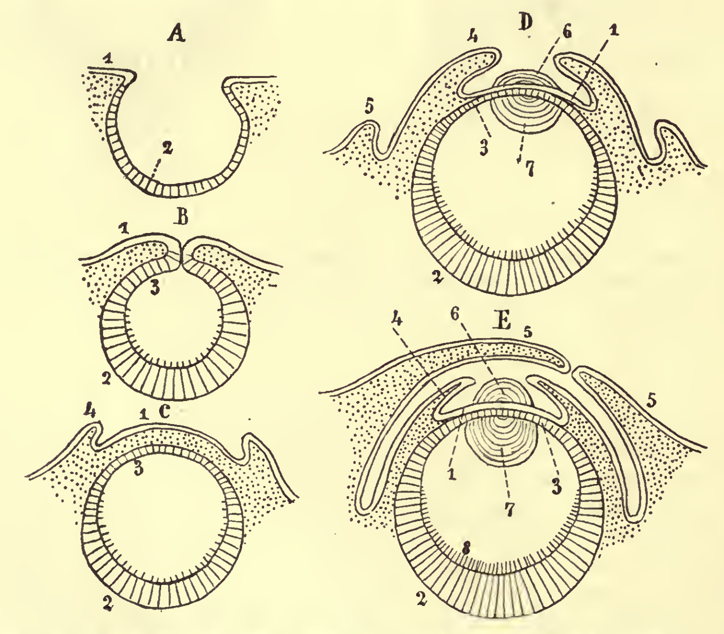


Fig. 529. Entwickelung des Auges der dibranchiaten Cephalopoden. 1 Körperepithel, welches zum äusseren Corpus epitheliale wird, 2 innere Wand der Augengrube, welche zur Retina wird, 3 äussere Wand der Augenblase, welche zum inneren Corpus epitheliale wird, 4 Falte, welche die Iris bildet, 5 Falte, welche die secundäre Cornea bildet, 6 vom äusseren, 7 vom inneren Corpus epitheliale erzeugter Linsentheil, 8 Stäbchenschicht der Retina.

erzeugt das äussere Corpus epitheliale nach aussen, gegen die Pupille zu, eine halbkugelige Linse. Beide Halbkugeln liegen so, dass sie sich annähernd zu einer Kugel ergänzen, an der aber immer die doppelte Zusammensetzung kenntlich bleibt, indem die kugelige Linse in ihrer Aequatorealebene von der Doppellamelle des Corpus epitheliale durchsetzt wird.

Schliesslich wächst über das so gebildete Auge eine neue Ringfalte der Haut hinweg, welche über dem Auge eine neue Augenhöhle bildet. Diese Falte bildet die secundäre Cornea des Dibranchiatenauges, welche also nicht mit der primären Cornea des Bläschenauges verwechselt werden darf, denn letztere ist im Dibranchiatenauge durch das Corpus epitheliale repräsentirt. Bei den meisten Formen gelangt die Ringfalte (Cornea) über dem Auge nicht vollständig zum Verschluss, sondern es bleibt eine Oeffnung übrig, durch welche die vordere Augenkammer mit dem Meereswasser communicirt. Bei einigen Formen aber bildet die Ringfalte über dem Auge eine vollständig geschlossene secundäre Cornea.

Diese entwickelungsgeschichtliche Skizze verschafft einen Einblick in den allgemeinen Aufbau des Dibranchiatenauges. Es mögen nun noch einige ergänzende Bemerkungen über die Structur des erwachsenen Auges folgen (Fig. 530 und 531).

1) Retina (Fig. 531). Die Retina besteht aus zwei Arten von Zellen, 1) pigmentführenden Seh- oder Stäbchenzellen und 2) Limitanszellen. Dadurch, dass die Kerne der Sehzellen in der Retina in einer (mit Bezug auf das Centrum der Augenblase) äusseren, diejenigen der Limitanszellen in einer inneren Schicht liegen, und dadurch, dass zwischen beiden Schichten eine Grenzmembran die Zwischenräume zwischen den Retinazellen durchsetzt, erscheint die Retina scheinbar geschichtet, sie besteht aber in Wirklichkeit aus einer einzigen Zelllage. Die Stäbchen der Retinazellen liegen auf der inneren Seite der Grenzmembran, sind also der Lichtquelle und zugleich der Höhlung der primären Augenblase zugekehrt. Die Retina ist auf ihrer Innenseite von einer homogenen, ziemlich dicken Membrana limitans überzogen.

2) Das Auge ist, mit Ausnahme der der Körperoberfläche zugekehrten Seite, von einer der Sclera des Wirbelthierauges ähnlichen Knorpelkapsel umgeben, welche da, wo sie die Retina bedeckt, zum Durchtritt der Fasern des Sehnerven siebartig durchbrochen ist.

3) Unmittelbar unter dem Knorpelboden der Retina liegt ein sehr grosses Ganglion opticum, als ein mächtiger Hirnlappen. Aus ihm entspringen die eben erwähnten, die knorpelige Augenkapsel durchsetzenden, zur Retina verlaufenden Nervenfasern.

4) Die beiden Linsenhälften, die übrigens ungleich gross sind (die äussere ist kleiner), bestehen aus homogenen, zwiebelartig übereinander gelagerten Lamellen.

5) Die Höhlung der primären Augenblase (zwischen Retina und Linse) ist von glashell durchsichtiger Flüssigkeit erfüllt.

Es ist festgestellt, dass, ähnlich wie bei Arthropoden und Vertebraten, die Pigmentkörner der Stäbchenzellen sich verlagern können, indem sie sich in der Dunkelheit an die Basis, im Lichte an das freie Ende der Zelle begeben.

4. Die Rückenaugen von Onchidium und die Augen des Mantelrandes von Pecten (Fig. 532) und Spondylus.

Man hat diese Augen als nach dem Typus der Wirbelthieraugen gebaute bezeichnet, weil bei ihnen die Stäbchen der Retina gegen das Innere des Körpers gerichtet, also von der Lichtquelle abgewendet sind.

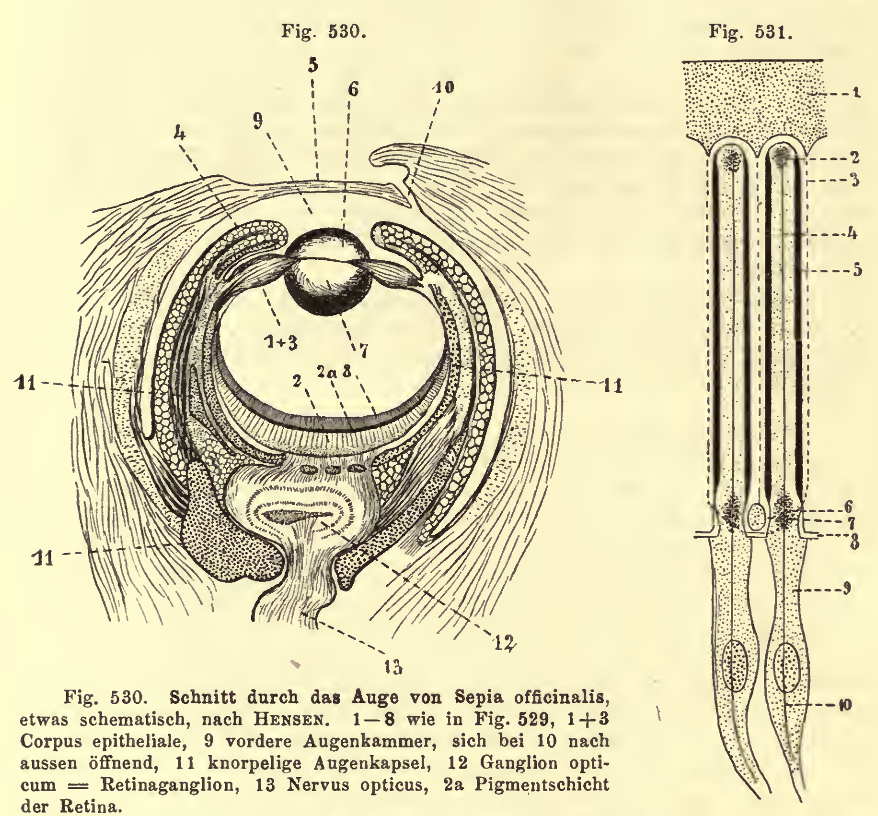


Fig. 530. **Schnitt durch das Auge von Sepia officinalis,** etwas schematisch, nach Hensen. 1—8 wie in Fig. 529, 1+3 Corpus epitheliale, 9 vordere Augenkammer, sich bei 10 nach aussen öffnend, 11 knorpelige Augenkapsel, 12 Ganglion opticum = Retinaganglion, 13 Nervus opticus, 2a Pigmentschicht der Retina.

Fig. 531. **Zwei Retinazellen von Cephalopoden**, stark vergrössert, nach Grenacher. 1 Membrana limitans, 2 Pigment, 3 Secretfäden, 4 Nervenfaser, 5 Stäbchen, 6 Pigment, 7 Limitanszelle, 8 Grenzmembran, 9 Retinazelle, 10 Nervenfaser.

Sie gehören in die Kategorie der Bläschenaugen. Aber es ist hier die äussere der Lichtquelle zugekehrte Wandung der Augenblase, welche zur Retina wird, während die innere (bei den anderen Molluskenaugen als Retina entwickelte) Wand ein Pigmentepithel darstellt. Zugleich ist die äussere oder Retinawand gegen die innere oder Pigmentwand eingestülpt, wie bei der Gastrulabildung durch Invagination das Entoderm gegen das Ectoderm. Die Folge davon ist, dass die bei den anderen Molluskenaugen vom Gallertkörper (Linse) erfüllte Höhlung der Augenblase verschwindet und die Augenblase selbst zu einem flachen, aber dickwandigen Teller (Pecten) oder Becher (Onchidium) wird, dessen Wandung aus Pigmentschicht und Retina besteht. Das über das Auge hinwegziehende Körperepithel ist über dem Auge pigmentlos, durch-

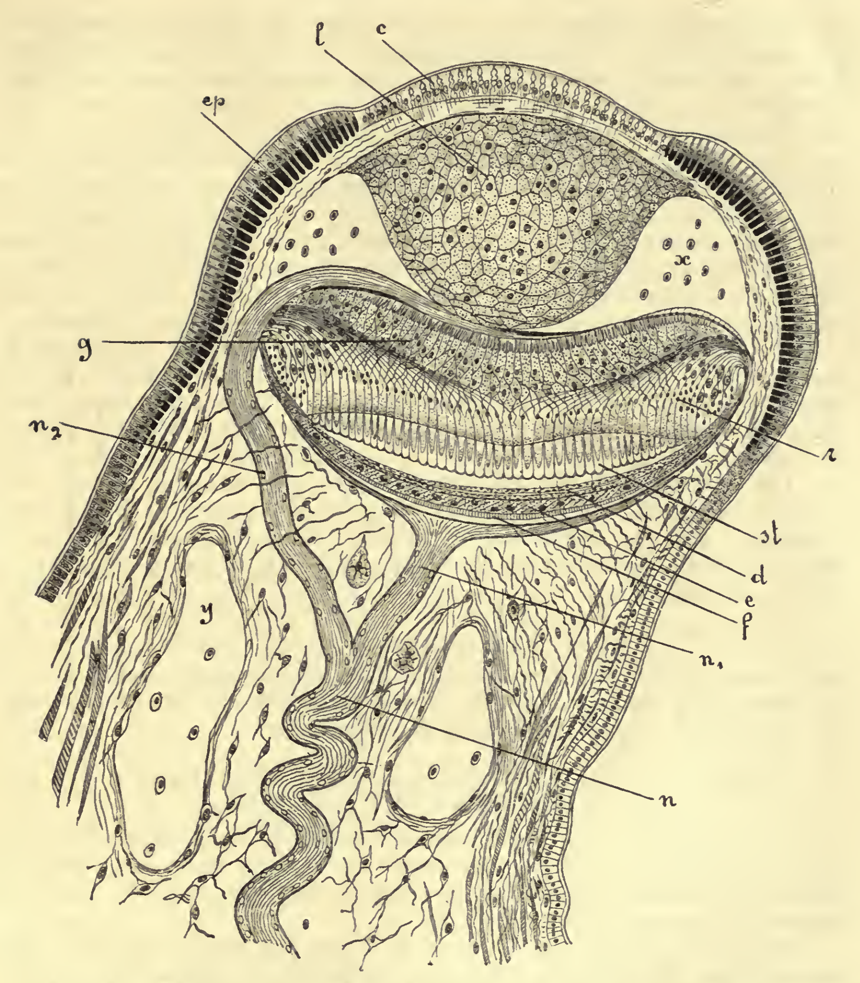


Fig. 532. **Schnitt durch das Auge von Pecten**, nach PATTEN. *c* Cornea, *l* Linse, *ep* pigmentirtes Körperepithel, *g* Ganglienzellenschicht, *r* Retina, *st* Stäbchenschicht der Retina, *d* Tapetum, *e* Pigmentepithel, *f* Sclerotica, *n* Nervus opticus, n_1 und n_2 seine beiden Aeste.

sichtig und wird hier zur Cornea. Unter der Cornea, in dem Augenbecher oder auf dem Augenteller liegt eine zellige Linse, die beim Rückenauge von Onchidium aus wenigen (5) grossen Zellen, beim Mantelauge von Pecten und Spondylus aus sehr zahlreichen Zellen besteht. Ihre Entwickelung ist unbekannt. Vielleicht geht sie aus einer Verdickung oder Einstülpung des embryonalen Ectoderms hervor, welches das Auge überzieht.

Bei Onchidium durchsetzt der Sehnerv die Wand des Augenbechers (ähnlich wie beim Wirbelthierauge), um sich auf der (mit Bezug auf das Centrum der Augenblase) inneren Oberfläche der Retina auszubreiten und die Retinazellen zu innerviren.

Bei Pecten theilt sich der zu jedem Auge gehende, vom Mantelrand-

nerven stammende Sehnerv in nächster Nähe des Auges in zwei Aeste. Der eine tritt an den Boden des Augentellers und löst sich hier in seine Fasern auf, welche, nach allen Seiten ausstrahlend, den Rand des Tellers erreichen, um hier, nach innen gegen die Retina umbiegend, einen Theil der Retinazellen zu innerviren. Der andere Ast verläuft direct bis an eine Stelle des Tellerrandes, um hier rechtwinklig umzubiegen und einen anderen Theil der Retinazellen mit seinen Fasern zu versorgen. Die Fasern dieses Astes verbinden sich aber nicht direct mit den Retina- oder Stäbchenzellen, vielmehr ist zwischen beide eine Schicht von Ganglienzellen, die miteinander anastomosiren, eingeschaltet. Zwischen Pigmentschicht und Stäbchenschicht der Retina findet sich ein Tapetum lucidum, welches dem Pectenauge seinen metallischen Glanz verleiht.

Die Rückenaugen von Onchidium finden sich bei vielen Species dieser Gattung. Sie liegen an der Spitze jener contractilen Papillen, welche das Rückenintegument dieser merkwürdigen Pulmonaten tragen kann, und zwar kommen auf jede Papille 3—4 solcher Augen. Daneben besitzt Onchidium noch die beiden normalen Kopfaugen der Gasteropoden.

Die Mantelaugen der Muscheln Pecten und Spondylus finden sich in grösserer Anzahl am Mantelrande dieser Thiere, zwischen den längeren Tentakeln, auf der Spitze kurzer Tentakel. Die Stäbchen der Pectenretina besitzen im frischen Zustande eine sehr vergängliche, rothe Färbung (Sehpurpur?).

5. Die Schalenaugen der Chitonen

sind schon p. 746 erwähnt worden. Ihre morphologische Deutung ist so lange noch unsicher, als ihr histologischer Bau nicht noch genauer untersucht und ihre Entwickelung unbekannt ist.

6. Die zusammengesetzten oder Fächeraugen von Arca (Fig. 533) und Pectunculus.

Sie finden sich in grosser Anzahl am Mantelrande dieser Muscheln und sind epitheliale Organe, die ihrem Baue nach keineswegs mit den Sehwerkzeugen anderer Mollusken, vielmehr eher mit gewissen einfachen Arthropodenaugen übereinstimmen.

Sie haben die Gestalt einer nach aussen vorgewölbten Schale. Die einschichtige Epithelwand der Schale setzt sich an ihrem Rande in das umgebende Mantelepithel fort. Auf einem Schnitte erscheinen die sie zusammensetzenden Elemente fächerförmig angeordnet (daher auch der Name Fächerauge). Diese Elemente sind dreierlei Art: 1) Conische Sehzellen, deren Basis nach aussen gerichtet ist. 2) Jede dieser Sehzellen ist umgeben von einer Scheide von 6 cylindrischen Pigmentzellen. Man kann jede Gruppe von einer Sehzelle und von umgebenden Pigmentzellen als ein Einzelauge, ein Ommatidium

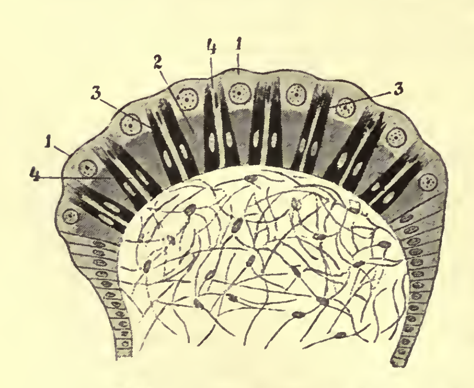


Fig. 533. Schnitt durch das Auge von Arca barbata, nach den Angaben und Figuren von Rawitz gezeichnet. 1 Retinazelle mit stäbchenähnlichem Körper 2, 3 Pigmentzellen, 4 schlanke Füll- oder interstitielle Zellen.

von einfachstem Bau betrachten, als ein Ommatidium, an welchem die Retinula durch eine einzige Sehzelle repräsentirt wäre. 3) Zwischen den Ommatidien stehen schlanke, fast fadenförmige „Füllzellen.“

7. Verkümmern der Kopfaugen.

Es wird in der neuesten Zeit immer wahrscheinlicher, dass die Kopfaugen der verschiedenen Mollusken homologe Gebilde sind und dass sie von Haus aus allen Mollusken zukommen. Sie können aber unter bestimmten biologischen Verhältnissen rudimentär werden und auch ganz verschwinden, so namentlich bei Schlammthieren und Bohrmollusken, bei Mollusken der Tiefsee, bei parasitischen Mollusken. Auch die Lamellibranchier und Chitonen (?) besitzen vorübergehend auf Entwickelungsstadien Kopfaugen, die aber später ganz verschwinden, da sie, von der Schale bedeckt, nutzlos werden. Sie können durch an geeigneteren Stellen neu auftretende Sehorgane ersetzt werden: Augen am Mantelrande gewisser Muscheln, Schalenaugen der Chitonen.

XVI. Der Darmkanal.

Der Darmkanal ist bei allen Mollusken wohlentwickelt und zerfällt in aufeinanderfolgende Abschnitte, als da sind: 1) Mundhöhle; 2) Pharynx oder Schlundkopf; 3) Oesophagus oder Vorderdarm; 4) Mitteldarm mit Magen; 5) Rectum oder Enddarm, mit dem After nach aussen mündend. Ursprünglich liegt der Mund am Vorderende, der After am Hinterende oder an der Hinterseite des Körpers, letzterer in der Mantelfurche oder Mantelhöhle. Ueberall verharrt der Mund in der ursprünglichen Lage, während der After bei den Gasteropoden als Centrum des Pallealcomplexes die ursprünglich hinterständige Lage verlässt und auf der rechten (seltener auf der linken) Seite sich in der Mantelfurche mehr oder weniger weit nach vorn verschiebt.

Wo der Körper dorsalwärts zu dem Eingeweidesack auswächst, derart, dass die Längsaxe gegenüber der dorsoventralen Axe verkürzt erscheint, wie dies bei vielen Gasteropoden, den Cephalopoden und Dentalium der Fall ist, tritt zum mindesten der Mitteldarm mit seiner Anhangsdrüse, der sog. Leber in diesen Eingeweidesack empor, diesen zum grössten Theil ausfüllend. Der Darm bildet dementsprechend bei diesen Thieren eine dorsale Schlinge mit einem vom Vorderdarm aufsteigenden und einem zum After absteigenden Schenkel. Der letztere biegt bei den Gasteropoden, wo die Afteröffnung mehr oder weniger weit nach vorn verschoben ist, auf der rechten (selten auf der linken) Seite nach vorn um, um den After zu erreichen.

Abgesehen von dieser Hauptschlinge, die durch die Ausbildung des Eingeweidesackes und zum Theil durch die Verschiebung des Pallealcomplexes bedingt wird, bildet der Darm bei fast allen Mollusken noch secundäre Schlingen oder Windungen, wodurch er sich verlängert. Diese Schlingen finden sich ganz vorwiegend an dem auf den Magen folgenden röhrenförmigen Theil des Mitteldarms. Sie sind im allgemeinen bei Pflanzenfressern am stärksten ausgesprochen und bedingen eine grössere Länge des Darmes als bei den Carnivoren.

In den Magenabschnitt des Mitteldarms der Mollusken mündet eine fast immer voluminöse Verdauungsdrüse, die gewöhnlich als Leber

bezeichnet wird. Functionell stimmt diese Mitteldarmdrüse nicht oder nur zum geringsten Theil mit der Leber der Wirbelthiere, eher mit dem Pancreas überein. Sie vereinigt vielleicht die Functionen der verschiedenen specialisirten Verdauungsdrüsen der Vertebraten.

Ein durchgreifender Unterschied zwischen Lamellibranchiern einerseits und allen übrigen Mollusken andererseits besteht darin, dass bei letzteren der vordere, auf die Mundhöhle folgende Abschnitt des Vorderdarmes als musculöser Pharynx (Schlundkopf, Buccalmasse) entwickelt ist und an seinem Boden auf einem verschiebbaren Zungenwulst eine Reibplatte, Radula, trägt, die mit zahlreichen, harten, wohl aus Conchiolin oder Chitin bestehenden Zähnen besetzt ist. Diese Zunge dient meist zum Zerkleinern der Nahrung, gelegentlich aber auch zum Packen, Festhalten und Verschlucken der Beute. Den Lamellibranchiern fehlt ein dermaassen bewaffneter Pharynx durchaus. Sie werden deshalb auch als Aglossa allen übrigen Mollusken, den Glossophora, gegenübergestellt.

In der Mundhöhle der Glossophora finden sich fast immer harte Kiefer aus Conchiolin in verschiedener Zahl und Anordnung. Solche Kiefer fehlen bei allen Lamellibranchiern.

In den Pharynx der Glossophora münden ein oder zwei Paar Drüsen, die gewöhnlich als Speicheldrüsen (Buccaldrüsen) bezeichnet werden, obschon sie physiologisch nicht oder nur wenig den gleichnamigen Drüsen der Vertebraten entsprechen. Auch in die Mundhöhle können Drüsen münden. Die Lamellibranchier besitzen keine Speicheldrüsen.

Das Fehlen des Pharynx, der Zunge, der Kiefer und der Speicheldrüsen bei den Lamellibranchiern ist auf Rechnung ihrer Lebensweise zu setzen. Die Muscheln suchen ihre Nahrung nicht direct auf, sie sind zum Theil festsitzende Thiere, zum Theil Thiere, die sich nach Art festsitzender ernähren, indem sie durch Wimperbewegung die im einströmenden Athemwasser suspendirten kleinen Körperchen (kleinste Thierchen, mikroskopische Algen, Detrituspartikelchen) dem Munde zuführen. Die fein zertheilte Nahrung braucht nicht noch erst erfasst und zerkleinert zu werden.

In analoger Weise macht sich bei den Muscheln auch äusserlich der Einfluss der Lebensweise geltend, indem bei diesen ein Kopfabschnitt mit Tentakeln und Augen fehlt: Aglossa = Acephala, Glossophora = Cephalophora.

Mit dem letzten Theil des Enddarmes steht bei einigen Gasteropoden (Murex, Purpura) und bei Dentalium eine Analdrüse, bei den Cephalopoden (excl. Nautilus) die Farbdrüse (der sogenannte Dintenbeutel) in Verbindung.

Der Darmkanal der Mollusken verläuft durch die primäre und oft auch durch die secundäre Leibeshöhle, in verschiedener Weise durch bindegewebige Fasern oder Bänder befestigt. Seine Wandung besteht aus einem inneren, meist über weite Strecken flimmernden Epithel, einer äusseren Muskelschicht, in welcher Längs- und Ringfasern nicht immer deutlich zu Schichten angeordnet sind, und einer den Darm gegen die primäre Leibeshöhle zu überziehenden bindegewebigen Hülle.

Der Pharynx und vielleicht hie und da auch ein Theil des Oesophagus, ferner ein jedenfalls immer sehr kurzes Stück des Enddarmes entstehen ontogenetisch aus dem ectodermalen Stomodaeum resp. Procto-

daeum. Doch ist man über die genauen Grenzen der entodermalen und ectodermalen Darmabschnitte nur wenig orientirt.

A) Mundhöhle, Schnauze, Rüssel.

Der Darmkanal beginnt mit einer von verschieden gestalteten Lippen begrenzten Mundöffnung und führt bei vielen Glossophoren, so bei fast allen Gasteropoden, in eine von den Lippen überdachte Vorhöhle, die von einer Fortsetzung der Leibeswand des Kopfes ausgekleidet ist. An den Lippen sind nicht selten (manche Opisthobranchier, einige Prosobranchier) die Hautdrüsen als Lippendrüsen stärker entwickelt. Indem die Lippen auseinanderweichen, kann der Mund mancher Schnecken saugnapfähnlich fremde Körper, die zur Nahrung dienen, festhalten.

Bei kurzer Schnauze ist dieselbe einfach contractil. Dieses ist der Fall bei den Chitonen, den Diotocardiern, den meisten pflanzenfressenden Tänioglossen, vielen Pulmonaten und Nudibranchiern. Dabei ist meist die Umgebung des Mundes stärker contractil, so dass bei erfolgender Contraction der Mund etwas zurückgezogen wird, an den Grund einer Vertiefung zu liegen kommt. Eine Steigerung dieses Verhaltens bei gleichzeitiger Verlängerung der Schnauze führt zur Bildung der retractilen, einziehbaren oder rüsselförmigen Schnauze. In diesem Falle kann die Schnauze von ihrer Spitze, d. h. von der Mundöffnung an in die Kopfhöhle zurückgestülpt werden, wo dann der Mund im Grunde der eingestülpten Schnauze liegt (manche Tectibranchier, Capulidae, Strombidae, Chenopidae, Calyptraeidae, Cypraeidae, Lamellariidae, Naticidae, Scalaridae, Solariidae).

Endlich kommt es bei manchen räuberischen Prosobranchiern (Tritoniidae, Doliidae, Cassididae, Rachiglossa und einige Toxiglossa) zur Bildung eines langen, oft sehr langen Rüssels (Fig. 454 und 534), welcher in einer besonderen Rüsselscheide eingeschlossen ist, die selbst wieder in der Höhle des oft schnauzenförmig verlängerten Kopfes liegt und sich sogar noch weiter nach hinten in die Rumpfhöhle erstrecken kann. Am freien Vorderende des cylindrischen Rüssels liegt die Mundöffnung, und wir haben uns vorzustellen, dass der Rüssel mitsammt seiner Scheide eine ausserordentlich verlängerte Schnauze darstellt, die aber an ihrer Basis in dauernder Weise in sich selbst eingestülpt ist, so dass ein proximaler Theil der Schnauze die dauernde Rüsselscheide, der distale Theil mit der terminalen Mundöffnung den Rüssel bildet. Diese beiden Theile sind nicht aus- und nicht einstülpbar, nur eine zwischen ihnen liegende Zone wird beim Einziehen des Rüssels in die Leibeshöhle zurückgestülpt und bildet dann eine vergängliche hintere Verlängerung der Rüsselscheide, während die nämliche Region beim Vorstrecken des Rüssels umgekrämpelt wird und am vorgestreckten Rüssel die Basalpartie desselben bildet. Die dauernde Rüsselscheide ist nämlich mit der Leibeswand des Kopfes, in dem sie liegt, durch Bänder verbunden, die eine Ausstülpung derselben unmöglich machen, und die Wand des dauernden Theiles des Rüssels ist durch Bänder oder Muskeln mit dem in ihm liegenden Oesophagus verbunden, so dass dieser Theil des Rüssels nicht eingestülpt werden und der Mund niemals an den Grund der Rüsselscheide zu liegen kommen kann.

Wir beobachten also bei zurückgezogenem Rüssel am Vorderende der Schnauze oder des Kopfes eine Oeffnung, welche nicht die Mundöffnung ist, sondern die Mündung der Rüsselscheide. Wird nun der

Rüssel vorgestreckt, so tritt er, mit der wahren Mundöffnung an seiner Spitze, aus der Mündung der Rüsselscheide hervor frei zu Tage.

Die Retraction des Rüssels wird bewirkt durch Muskeln, die sich einerseits an der Leibeswand, andererseits an die (einstülpbare) Basis des vorgestreckten Organes anheften. Bei dem Vorstrecken des Rüssels spielt wahrscheinlich Blutschwellung gegen die Schnauze zu die wichtigste Rolle, unterstützt von Contractionen der Ringmuskeln des Kopfes und des Rüssels.

Auch die Pteropoda gymnosomata (räuberische Thiere) besitzen einen mit sogenannten Buccalanhängen versehenen, vorstreckbaren Rüssel (Fig. 401). Bei ihren Verwandten, den Aplysiidae, ist er zwar vorhanden, aber schwach entwickelt. Die Thecosomata haben keinen Rüssel.

Eine besondere Erwähnung verdient die Mundhöhle von Dentalium, welche sich in der ganzen Länge der frei vorragenden, eiförmigen, die blattförmigen Lippenanhänge tragenden Schnauze erstreckt. Jederseits der Mundhöhle liegt ein Sack, die sogenannte Backentasche, mit drüsiger Epithelwand, welche vorn in die Mundhöhle mündet.

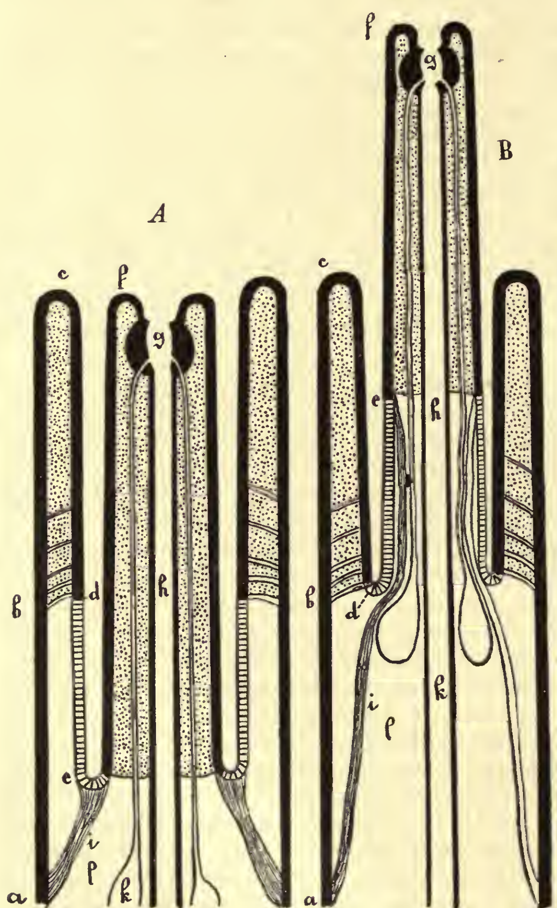


Fig. 534. Schematische Darstellung des Rüsselapparates der Prosobranchier. ***A*** Rüssel zurückgezogen; ***B*** vorgestreckt. *a—c* Kopfintegument, *c* Mündungsrand der Rüsselscheide, *c—d* nicht verschiebbare Wand der Rüsselscheide, *d—e* verschiebbare (ausstülpbare und einstülpbare) Wand der Rüsselscheide, *e—f* nicht verschiebbare Wand des Rüssels, *f* Rand der Mundöffnung am vorderen Ende des Rüssels, *g* Pharynx, *h* Oesophagus, *i* Rückziehmuskel, *k* Speicheldrüsen, *l* Kopfhöhle.

Eine genaue vergleichende Untersuchung des Mechanismus des Rüsselapparates, der contractilen Schnauze u. s. w. der Prosobranchier ist zur Zeit noch ein Postulat.

Es kommen übrigens noch sehr stark abweichende Formen des Rüsselapparates vor, z. B. bei Terebriden.

Bei den Heteropoden ist der Kopf zu einer ansehnlichen Schnauze verlängert, welche oft als Rüssel bezeichnet ist. Wir können diese Bezeichnung nicht acceptiren, da die Heteropodenschnauze nicht retractil ist und der Mund immer an ihrem vorderen Ende liegt.

B) Der Pharynx mit den Kiefern, der Zunge und den Speicheldrüsen.

Auf den Mund (resp. Mundhöhle) folgt bei allen Mollusken mit Ausnahme der Lamellibranchier der musculöse Pharynx- oder Schlundkopf (Buccalmasse). Seine Höhle, die Pharyngealhöhle, öffnet sich vorn in die Mundhöhle, hinten in den Oesophagus. Drei Theile sind für den Pharynx charakteristisch: in seinem vorderen Theil, an der Grenze zwischen Mund- und Pharynxhöhle die Kiefer, an seinem Boden der Zungenapparat und drittens die Speicheldrüsen, welche gewöhnlich in seinen hinteren Theil, zu beiden Seiten der Stelle münden, wo der Oesophagus aus ihm entspringt.

1) Die Kiefer sind fast überall vorhanden, hie und da, besonders bei räuberischen Thieren, sehr stark entwickelt, seltener rudimentär oder 0. Sie stellen harte Cuticularbildungen des Epithels des vorderen Pharyngealabschnittes dar, welche wohl aus Conchiolin oder einer diesem verwandten Substanz bestehen und in einigen Fällen sich durch Auflagerung von Kalk verstärken (z. B. Nautilus).

Bezüglich der Zahl, Form und Anordnung der Kiefer herrschen grosse Verschiedenheiten, die von einem allgemeineren Gesichtspunkte aus beurtheilt werden könnten, wenn man zu der Annahme berechtigt wäre, dass ursprünglich ein geschlossener Kieferring am Eingang zum Pharynx vorhanden war, von dem sich bald nur obere und untere, bald nur seitliche Stücke erhielten.

Die Kiefer dienen zum Erfassen der Beute oder der Nahrungstheile

Ein geschlossener Kieferring am Eingange zum Pharynx findet sich z. B. bei Umbrella und Tylodina (Opisthobranchier).

Einen Oberkiefer und zwei Seitenkiefer besitzen die Süsswasserpulmonaten.

Zwei Seitenkiefer besitzen die meisten Prosobranchier und Opisthobranchier. Sie können sich einander an der Wand der Pharyngealhöhle bis zur Berührung nähern (Haliotis, Fissurella).

Die Landpulmonaten haben einen Oberkiefer, zu dem gelegentlich noch ein schwacher Unterkiefer hinzutreten kann.

Ausserordentlich stark sind die Kiefer, als Ober- und Unterkiefer, bei den Cephalopoden entwickelt, wo sie zusammen die Gestalt eines umgekehrten Papageischnabels annehmen.

Bei Opisthobranchiaten aus der Familie der Aplysiadae: Notarchus, Acera, Dolabella und Aplysiella, findet sich ausser den seitlichen Kiefern an der Decke der Pharyngealhöhle noch ein Besatz von zahlreichen Hacken oder Zähnchen. Von dieser Einrichtung dürften die gleich zu besprechenden Hackensäcke der Pteropoda gymnosomata, die nur bei Halopsyche fehlen, abzuleiten sein.

Diese Hackensäcke sind zwei paarige, längere oder kürzere Ausbuchtungen der dorsalen Pharyngealhöhle, vor der Radula. Ihre Wand trägt nach innen vorragende Hacken. Wird der Rüssel dieser räuberischen Thiere vorgestreckt, so werden diese Säcke wie Handschuhfinger ausgestülpt, wobei die Hacken an die Aussenseite zu liegen kommen.

Kiefer fehlen oder sind rudimentär bei den Amphineuren, den Scaphopoden, unter den Prosobranchiern bei den Toxoglossa, Pyramidellidae, Eulimidae, manchen Trochiden, den Heteropoden, ferner bei manchen Nudibranchiern (Tethys, Melibe, Doridopsis, Phyllidia), bei den Ascoglossa, bei gewissen Tectibranchiern (Actaeon, Doridium, Philine, Utriculus, Scaphander, Lobiger). Sie verschwinden unter den Pulmonaten in der Reihe der Testacelliden, wo sie bei Daudebardia rufa noch vorhanden sind, bei D. Saulcyi rudimentär werden und bei Testacella fehlen.

2) Der Zungenapparat (Fig. 535 und 536) ist für alle Mollusken mit Ausnahme der Lamellibranchier in hohem Maasse charakteristisch (Glossophora), so dass man sagen kann, jedes Thier mit einer von einer Reibplatte (Radula) bedeckten Zunge ist ein Mollusk.

Die ventrale und die Seitenwand des Pharynx ist stark musculös verdickt. Auf dem Boden der Pharyngealhöhle erhebt sich ein consistenter musculöser Längswulst: die Zunge. Ihre Oberfläche, die in die Pharyngealhöhle vorragt, wird überzogen von einer derben, aus Chitin (oder Conchiolin?) bestehenden Cuticula, der Basalmembran, und auf dieser erheben sich zahlreiche, oft viele tausend, harte Chitinzähnchen, die dicht in Quer- und Längsreihen gestellt sind. Basalmembran und Zähnchen zusammen bilden die Reibplatte oder Radula der Zunge.

Das Vorderende der Zunge ragt frei in die Pharyngealhöhle vor, und die Reibplatte biegt um dieses Vorderende herum, um dasselbe auch von der Unterseite eine Strecke weit zu bedecken. Unmittelbar vor der Zunge findet sich immer eine in die ventrale Pharyngealwand sich einsenkende Nische oder Tasche der Pharyngealhöhle. Verfolgen wir die Reibplatte nach hinten, so sehen wir, dass sie am hintersten Ende der Zunge sich in die Tiefe eines engen, verschieden langen Schlauches einsenkt, welcher ebenfalls eine nach unten und hinten gerichtete Ausbuchtung der Pharyngealhöhle, die Radulascheide, darstellt. Die Reibplatte reicht, immer der vorderen oder ventralen Wand der Radulascheide, die sich nach vorn zu der Zunge verdickt, aufliegend, bis in den Grund dieser Scheide, wo ihr Bildungsherd liegt.

Die Zunge mitsammt der ihr aufliegenden Radula kann in einer Weise bewegt werden, die in den meisten Fällen am besten der Bewegung der Zunge einer leckenden Katze verglichen werden kann, nur dass die Bewegung gewöhnlich eine langsamere ist. Bei dieser Bewegung, durch welche eine Zerreibung der von den Mandibeln gepackten, oft auch zerstückelten Nahrung geschieht, wird die Zunge entweder nur innerhalb der Pharyngeal- und Mundhöhle bewegt, oder sie tritt in die Mundöffnung vor oder sie wird sogar mehr oder weniger weit aus der Mundöffnung vorgestreckt.

In oder unter der fleischigen Zunge findet sich sehr verbreitet ein Zungenknorpel, der aus 2 oder 4 oder noch mehr Knorpelstücken bestehen kann. Dieser Zungenknorpel bildet einmal ein festes Widerlager für die Reibplatte, und ferner gewährt er gewissen Muskeln des Zungenapparates festere Ansatzstellen.

Die in einzelne Bündel oder Züge zerfallende, oft recht complicirte Musculatur des Pharynx besteht erstens aus den die Muskelwand des Pharynx selbst bildenden Muskeln, welche, vornehmlich im Umkreise des Radularapparates, also in der ventralen und lateralen Pharyngealwand entwickelt, die Bewegung der Zunge (Leckbewegung, Reibbewegung etc.) bewerkstelligen, und zweitens in Muskeln, welche den

ganzen Pharynx oder doch den ganzen Zungenapparat bewegen, ihn vorstossen oder ausstülpen. Diese zweite Gruppe von Muskeln besteht im Allgemeinen aus Protractoren und Retractoren, die sich einerseits am Pharynx, andererseits, indem sie die Kopf- oder Leibeshöhle durchsetzen, an der Leibeswand ansetzen.

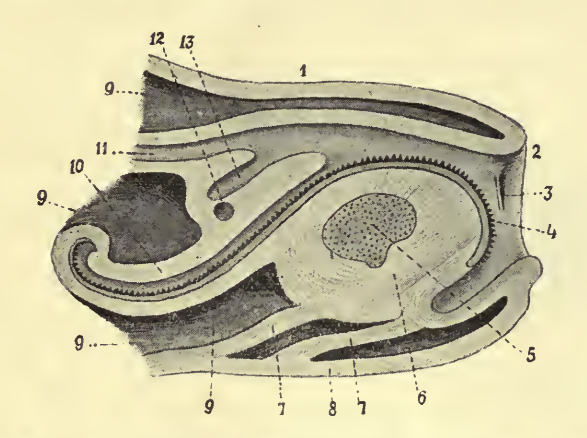


Fig. 535. **Nicht ganz medianer Längsschnitt durch die Schnauze eines Prosobranchiers zur Demonstration des Pharyngealapparates.** 1 Rückenwand des Kopfes, 2 Mund, 3 Kiefer, 4 Radula, 5 Zungenknorpel, 6 Muskelwand des Pharynx, 7 Muskeln, die sich einerseits an den Pharynx, anderseits an die Kopfwand ansetzen, 9 Kopfhöhle, 10 Radulascheide, 11 Oesophagus, 12 Mündung der Speicheldrüse, 13 Einfaltung hinter der Radulascheide.

Auch Blutschwellung mag beim Vorstülpen des Pharynx eine Rolle spielen.

Die Zunge mit ihrer Reibplatte dient übrigens in manchen Fällen, z. B. den räuberischen Heteropoden, auch als Organ zum Erfassen der Beute.

Die Radula oder Reibplatte ist ein Organ von grosser, systematischer Bedeutung. Für ihre genaue Kenntniss muss auf die Specialarbeiten und auf die Lehrbücher der Conchyliologie verwiesen werden.

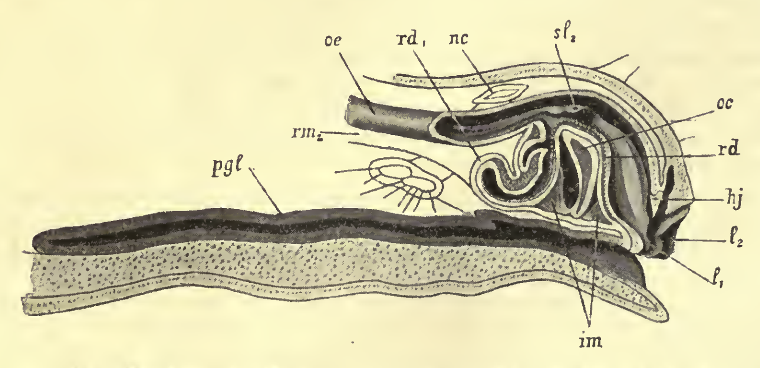


Fig. 535 a. **Medianer Längsschnitt durch den Vorderkörper von Helix, nach Howes.** *oe* Oesophagus, *rd*$_1$ Radulascheide, *nc* Cerebralganglion, *sl*$_2$ Mündung der Speicheldrüsen, *oc* Muskelmasse in der ventralen Pharyngealwand, *rd* Radula, *hj* Oberkiefer, *l*$_1$, *l*$_2$ Lippen der Mundöffnung, *im* Pharyngealmuskeln, *rm*$_2$ Pharynxretractor, *pgl* Fussdrüse.

Es kommt an: 1) auf die Grösse und Gestalt der ganzen Radula: 2) auf die Zahl der Längs- und Querreihen von Zähnchen, und 3) auf die Form der Zähne in jeder Quer- und Längsreihe. Im Ganzen gleicht eine Querreihe von Zähnchen der nächstvorhergehenden und der nächstfolgenden. Doch giebt es hiervon Ausnahmen, indem sich eine Querreihe von bestimmtem Charakter erst nach einigen anders gestalteten Querreihen wiederholt.

Man unterscheidet im Allgemeinen drei Sorten von Zähnen. Erstens kommt gewöhnlich eine mediane Längsreihe von Zähnen auf der Radula vor: die Reihe der centralen oder rachialen Zähne. Zu beiden Seiten dieser medianen Reihe zeichnen sich eine oder mehrere Längsreihen von Zähnen durch annähernd übereinstimmende Gestalt der Zähnchen aus: die Reihen der lateralen Zähnchen oder Pleurae. Schliesslich finden sich gegen die Seitenränder der Radula eine bis sehr zahlreiche Längsreihen von marginalen Zähnchen oder Uncini.

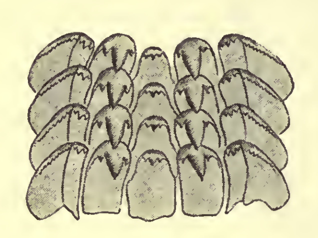


Fig. 536. Vier Querreihen von Radulazähnchen von Cyclostoma elegans, nach Claparède.

Wie für die Zähne der Säugethiere, so gebraucht man auch zur Charakteristik der Bezahnung der Molluskenradula Zahnformeln, in welchen die Zahl der centralen, lateralen und marginalen Zähne einer Querreihe angegeben wird.

In der systematischen Uebersicht findet der Leser die Zahnformeln einiger Mollusken.

Die Gesammtzahl der Zähne auf der Radula schwankt ausserordentlich, von 16 bei Eolis Drummondi bis zu 39 596 bei Helix Ghiesbreghti.

Im Allgemeinen finden sich die zahlreichsten und feinsten Zähne bei Pflanzenfressern. Was die räuberischen Mollusken anbetrifft, so lassen sich zwei Extreme unterscheiden: 1) starke Ausbildung eines Rüssels, schwache Entwickelung des Pharynx und der Radula, relativ geringe Anzahl von Zähnen (Beispiel: die räuberischen Prosobranchier); 2) Fehlen eines ausstülpbaren Rüssels, starke Entwickelung des Pharyngealapparates und der Radula, zahlreiche, oft grosse Zähne (Beispiele: die Heteropoden, die räuberischen Pulmonaten, die Cephalopoden).

Am stärksten ist der musculöse Pharynx bei den räuberischen Pulmonaten entwickelt, wo er fast halb so lang (Daudebardia) oder mehr als halb so lang (Testacella) als der Körper werden und einen sehr grossen Theil der Leibeshöhle ausfüllen kann. Er wird derart vorgestülpt, dass die Zunge mit der Reibplatte das Vorderende des ausgestülpten Pharynx bildet (Fig. 438 A).

In sehr seltenen Fällen (abgesehen von den Muscheln) ist die Radula ganz verkümmert, so bei parasitischen Schnecken (Stilifer, Eulima, Thyca, Entoconcha), bei den Coralliophiliden (Coralliophila, Leptoconchus, Magilus, Rhizochilus), unter den Nudibranchiern bei Tethys und Melibe, unter den Amphineuren bei Neomenia und bei Arten der Gattungen Dondersia und Proneomenia. Bei Chaetoderma erhält sich von der Radula ein einziger Zahn.

Auch bei gewissen rüsseltragenden, räuberischen Prosobranchiern kann die oben angedeutete Reduction des gesammten Pharyngealapparates so weit gehen, dass die Radula fehlt (gewisse Terebraarten).

Bildung der Radula. Bei den Reibbewegungen der Radula werden die Zähnchen ihrer vorderen, auf der Zunge aufsitzenden Querreihen fortlaufend abgenutzt und fortlaufend durch Nachschub von hinten ersetzt. Fortlaufend auch werden immer neue Querreihen von Zähnchen im hinteren, blinden Grunde der Radulascheide gebildet. Sie werden hier bei Pulmonaten und Opisthobranchiern als Cuticularbildungen von einigen Querreihen grosser Epithelzellen, den Odontoblasten (Fig. 537) der Radulascheide abgesondert, und zwar wird die Basalmembran, welche die Zähnchen trägt, von der vordersten oder den vordersten Zellreihen, die Zähnchen von den hinteren Querreihen abgesondert.

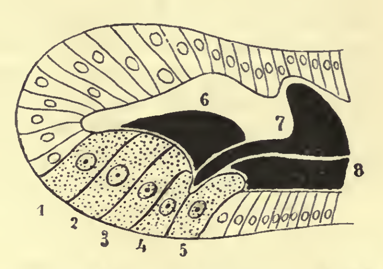


Fig. 537. Längsschnitt durch das hintere Ende der Radulascheide eines Pulmonaten, nach Rössler, schematisirt. 1, 2, 3, 4 Bildungszellen der Radulazähne, 5 Bildungszelle der Basalplatte der Radula, 6, 7 Zähne der Radula, 8 Basalplatte.

Die Odontoblastengruppe, welche einen Zahn erzeugt hat, wird nicht durch eine andere ersetzt, sondern bildet hinter den schon gebildeten immer neue Zähnchen, so dass am Grunde der Radulascheide für jede Längsreihe von Zähnchen eine Gruppe von Odontoblasten nachzuweisen ist, welche alle ihre Zähnchen abgesondert hat. Auf die so gebildeten Zähnchen wird von der Epitheldecke der Radulascheide noch eine „Schmelzschicht“ aufgelagert.

Bei den Chitoniden, Prosobranchiern und Cephalopoden sind die Odontoblasten schmale Zellen, aber sie sind sehr zahlreich und bilden am Grunde der Radulascheide ein Polster, welches in so viele zahnbildende Einzelabtheilungen zerfällt, als Zähnchen in einer Querreihe der Radula vorhanden sind.

Während die Radulascheide bei den Pulmonaten, Scaphopoden, Opisthobranchiern und Cephalopoden kurz und in der ventralen und hinteren Muskelwand des Pharynx enthalten ist, so dass sie nur selten nach hinten etwas aus derselben hervorragt, so ist sie bei sehr vielen Prosobranchiern lang und schmal und ragt nach hinten in die Kopfhöhle, ja sogar in die Leibeshöhle vor. Letzteres ist besonders bei den Diotocardiern der Fall, und speciell bei den Docoglossen (Patella) ist die über dem Fuss, am Boden der Leibeshöhle liegende Radulascheide sogar länger als der Körper (Fig. 539).

3) Speicheldrüsen (Buccaldrüsen, Pharyngealdrüsen) sind bei den Glossophoren, d. h. den mit einem Pharynx und einem Zungenapparat ausgestatteten Mollusken allgemein verbreitet. Ebenso allgemein fehlen sie den Lamellibranchiern. Sie können in einem oder in zwei Paaren auftreten. Das hintere Paar oder das einzige Paar liegt häufig den Wandungen des Oesophagus auf und entsendet nach vorn zwei Ausführungsgänge, welche seitlich in den Pharynx einmünden, gewöhnlich etwas hinter der Stelle, wo sich die Radulascheide in die Pharyngealhöhle öffnet. Die Function der Speicheldrüsen ist so gut wie unbekannt. Auch ist eine strengere morphologische Vergleichung der verschiedenen Pharyngealdrüsen, z. B. der Gasteropoden, zur Zeit noch nicht gut möglich.

Amphineura. a) Chiton. Zwei kleine, zarte Buccaldrüsen liegen auf dem Dache der Mundhöhle und münden in den Mund. Sie dürfen deshalb wohl kaum als Pharyngeal- oder Speicheldrüsen aufgefasst werden. b) Solenogastres. Mit Ausnahme von Neomenia und Chaetoderma (?) kommen überall Speicheldrüsen vor. Ein Paar langgestreckter Drüsenschläuche mit hohen Drüsenzellen und kräftiger Muskelwand liegt im Vorderkörper unter dem Darm und setzt sich in zwei enge Ausführungsgänge fort, die gesondert oder mit einem gemeinsamen Endabschnitt an der Zunge in die Pharyngealhöhle münden. Ausserdem kommt bei einigen Arten (Paramenia impexa, Param. palifera, Proneomenia vagans, Dondersia flavens) noch ein Paar Speicheldrüsen vor, welche ohne gesonderten Ausführungsgang mit einem unpaaren Endabschnitt in der dorsalen Wand der Pharyngealhöhle münden, und zwar an der Spitze einer Papille, welche sich auf dem Grunde einer grubenförmigen Ausstülpung der dorsalen Pharyngealwand erhebt.

Gasteropoda. a) Prosobranchiata. In der Mehrzahl der Fälle ist nur ein Paar Speicheldrüsen vorhanden. Es sind gewöhnlich gelappte oder verästelte Drüsenmassen, die bei den Diotocardiern zu Seiten des Pharynx, bei den Monotocardiern zu Seiten des Oesophagus liegen. Im ersteren Falle sind die Ausführungsgänge kurz und treten nicht durch den von den Nervencentren und ihren Connectiven und Commissuren gebildeten Schlundring hindurch, denn dieser umgiebt hier das Vorderende des Pharynx. Im zweiten Falle (Monotocardia) sind die Ausführungsgänge lang und schlüpfen gewöhnlich mit dem Oesophagus durch den Schlundring hindurch, der hinter dem Pharynx liegt, um an der hinteren und seitlichen Wand des Pharynx einzumünden.

Zwei Paar Speicheldrüsen kommen bei gewissen Diotocardiern (z. B. Haliotis, Fissurella), ferner bei Patella, den Scalariidae, Ianthinidae, gewissen Purpuriden, Muriciden und den Cancellariiden vor.

Eines der beiden Paare von Speicheldrüsen von Haliotis ist als ein Paar ansehnlicher, seitlicher Drüsentaschen entwickelt, die den Pharynx von rechts und links bedecken (Fig. 487).

Auch bei den Ampullariiden treten die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen nicht durch den Schlundring hindurch, da dieser hier, wie bei den Diotocardiern, das Vorderende des Pharynx umgiebt.

Während die Speicheldrüsen im Allgemeinen verästelte tubulöse oder acinöse Drüsen sind, stellen sie in einigen Fällen (Scalariiden, Ianthinidae, Cancellariiden) einfache, röhrenförmige oder (Doliidae, Xenophoridae etc.) sackförmige Drüsenschläuche dar.

Das Hindurchtreten der Ausführungsgänge der Speicheldrüsen durch den Schlundring bei den Monotocardiern kann man sich so entstanden denken, dass der Schlundring, welcher bei den Diotocardiern das vordere Ende des Pharynx umgiebt und vor der Einmündungsstelle der Speicheldrüsen liegt, sich über den Pharynx hinweg nach hinten verschob, wobei nothwendigerweise auch die Speicheldrüsen, resp. ihre Ausführungsgänge von ihm umschlossen werden mussten.

Es werden dabei bei den Monotocardiern die Ausführungsgänge um so länger, je weiter der Schlundring sich vom Munde und vom Pharynx nach hinten entfernt. Sie werden sehr lang bei den mit einem vorstreckbaren Rüssel versehenen Gruppen, wo der Schlundring am Oesophagus weit nach hinten verschoben ist, an das Hinterende des nicht ausstülpbaren Theiles des Rüssels. Die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen durchziehen dann diesen Theil des Rüssels in seiner ganzen Länge. Wanderte

aber der Schlundring rascher nach hinten, als sich die Ausführungsgänge verlängerten, so konnten die Speicheldrüsen vor den Schlundring zu liegen kommen. Bei nachfolgender Verlängerung ihrer Ausführungsgänge konnten nun aber die Speicheldrüsen sich über den Schlundring hinweg nach hinten verlängern. Dadurch liesse sich das Verhalten der Toxiglossa und Rachiglossa erklären, bei welchen zwar die Speicheldrüsen meist hinter dem Schlundring liegen, bei welchen aber die Ausführungsgänge nicht durch ihn hindurchtreten sollen.

Das saure Secret der Speicheldrüsen gewisser Prosobranchier (Arten von Dolium, Cassis, Cassidaria, Tritonium, Murex) und Opisthobranchier (Pleurobranchus, Pleurobranchidium) enthält zwischen 2,18 und 4,25 % freie Schwefelsäure. Diese räuberischen Thiere bohren mit ihrem Rüssel Thiere an, die durch Kalkskelete geschützt sind (Echinodermen, andere Mollusken). Es ist wahrscheinlich, dass die Schwefelsäure dazu dient, den kohlensauren Kalk in schwefelsauren umzuwandeln, der dann durch die Radula leicht zerrieben werden kann.

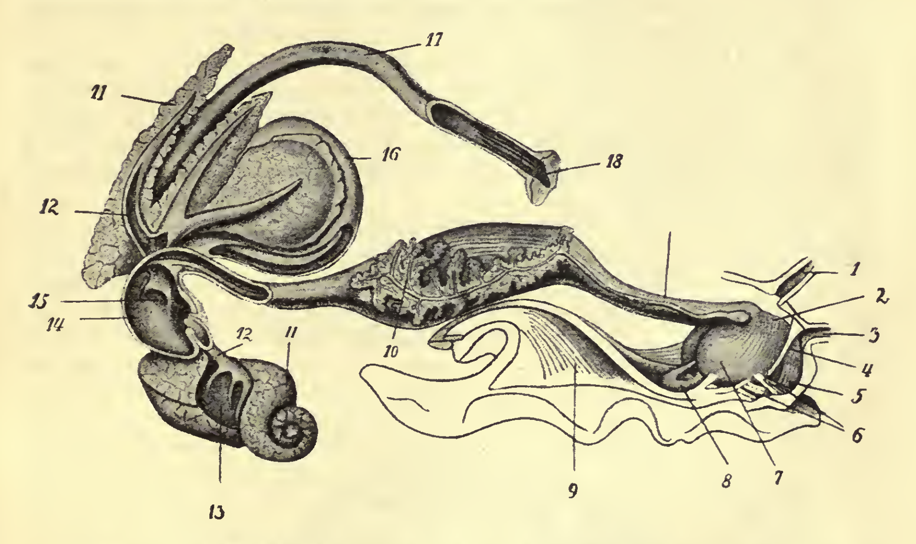


Fig. 538. Darmsystem von Helix, herauspräparirt und von der rechten Seite gezeichnet, nach Howes. 1 und 3 Tentakel, 2 Constrictor pharyngis, 4 Levator pharyngis, 5 Depressor, 6 Protractor pharyngis, 7 Pharyngealbulbus, 8 Radulascheide, 9 Spindelmuskel, in einen Retractor pedis und einen Retractor pharyngis getheilt, 10 Speicheldrüsen, 11 Verdauungsdrüse (Leber), 12 Ausführungsgänge derselben (Gallengänge), zum Theil aufgeschnitten, 13 Zwitterdrüse, 14 Magen, aufgeschnitten, man sieht in der Tiefe die Mündung der „Gallengänge“ 15, 16 Mitteldarm, 17 Enddarm, 18 After.

b) Pulmonata. Ueberall sind zwei Speicheldrüsen (Fig. 538) vorhanden, deren Ausführungsgänge rechts und links von der Austrittsstelle des Oesophagus in den Pharynx münden. Die Speicheldrüsen liegen meist in Form langgestreckter, lappiger, zerrissen aussehender Blätter dem Oesophagus und dem vorderen Abschnitt des Magens auf. In einigen Fällen sind sie traubig oder rundlich und compact.

c) Opisthobranchiata. Hier sind die Grössen- und Formverhältnisse der Speicheldrüsen, die fast immer in einem Paar auftreten, noch mannigfaltiger, als bei den Pulmonaten. Mit den in den Pharynx mündenden Speicheldrüsen sind nicht zu verwechseln die Drüsen, die bei

manchen Opisthobranchiern in die Mundhöhle münden und die in einigen Fällen stärker als die Speicheldrüsen entwickelt sind.

Dentalium hat keine in den Pharynx mündenden Speicheldrüsen, denn die drüsigen „Backentaschen“ münden in die Mundhöhle, und zwei weiter hinten gelegene Divertikel gehören dem Oesophagus an.

Die Cephalopoden besitzen 2 Paar Speicheldrüsen, ein vorderes und ein hinteres. Denkt man sich den (hier senkrecht in den Eingeweidesack emporsteigenden) Vorderdarm in eine derjenigen der Gasteropoden entsprechende horizontale Lage, so liegt das vordere Paar dorsal, das hintere ventral vom Darm. Die beiden hinteren Speicheldrüsen (Fig. 509, 29) sind fast constant vorhanden. Nur bei Cirroteuthis und Loligopsis sollen sie fehlen. Sie liegen am Oesophagus. Aus jeder Drüse entspringt ein Ausführungsgang, der sich mit demjenigen der anderen Seite bald zu einem unpaaren Gange vereinigt, welcher, den Oesophagus begleitend, mit ihm durch den Kopfknorpel hindurchtritt und über der Radula in die Pharyngealhöhle mündet. Gelegentlich verschmelzen (z. B. bei Oegopsiden) die hinteren Speicheldrüsen hinter dem Schlunde, dann ist der Ausführungsgang in seiner ganzen Länge unpaar.

Die vorderen Speicheldrüsen sind besonders bei den Octopoden (Fig. 509, 33) wohl entwickelt und liegen am Pharynx, in den sie ihr Secret durch einen, wie es scheint, überall unpaaren Ausführungsgang entleeren. Bei den Decapoden ist die vordere Speicheldrüse viel kleiner oder rudimentär, meist unpaar und liegt fast immer in der Muskelwand des Pharynx verborgen.

Nautilus besitzt keine hinteren Speicheldrüsen, wohl aber drüsige Ausstülpungen der Pharyngealhöhle zu beiden Seiten der Zunge, welche vielleicht den vorderen Speicheldrüsen der übrigen Cephalopoden entsprechen.

Die Cephalopoden (alle?) besitzen ausserdem eine acinöse Zungendrüse, welche in den zwischen Zunge und Kiefern gelegenen Abschnitt der Pharyngealhöhle mündet.

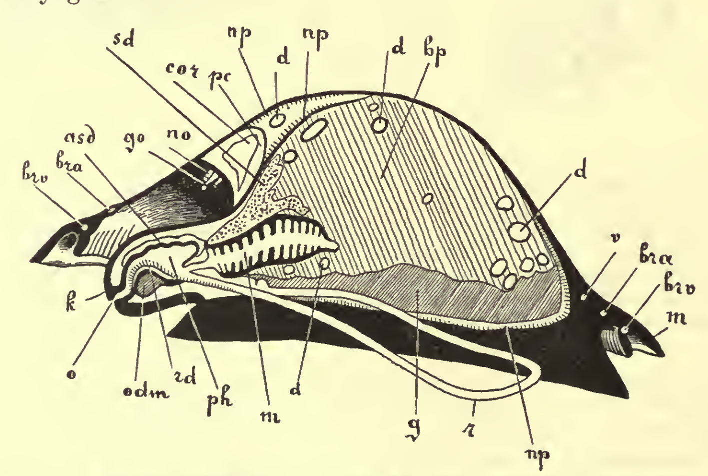


Fig. 539. **Medianer Längsschnitt durch Patella,** nach Ray Lankester. *brv* Abführendes Kiemengefäss, *bra* zuführendes Kiemengefäss, *asd* Ausführungsgang der Speicheldrüse *sd*; *go* After, *no* rechte Nephridialöffnung, *sd* Speicheldrüse, *cor* Herz, *pc* Pericard, *np* Niere, *d* Darm, *hp* Verdauungsdrüse (Leber), *v* Blutgefäss, *m* Mantelsaum, darunter die Kiemenblättchen, *r* Radulascheide, *g* Gonade, *m* Kropf, *ph* Pharynx, *rd* Radula, *odm* Muskel- und Knorpelmasse des Zungenapparates, *o* Mund, *k* Kopf oder Schnauze.

Wie schon erwähnt, fehlen den Lamellibranchiern mit dem Pharynx auch die Kiefer, die Zunge und die Speicheldrüsen. Doch führt bei den Nuculiden, die man aus guten Gründen für ursprüngliche Muschelformen hält, der Mund in einen etwas erweiterten Darmabschnitt, in welchen jederseits eine drüsige Tasche einmündet. Vielleicht entsprechen diese Taschen den später zu besprechenden Schlundsäcken der Chitoniden und Rhipidoglossen.

Eine Bohrschnecke, Natica, welche die Schalen lebender Muscheln durchbohrt, um sich von ihrem Weichkörper zu ernähren, besitzt am Rüssel ein saugnapfähnliches Organ (Fig. 480). Das Epithel der concaven Seite des Organes, welche sich an die zu durchbohrende Schale anlegt, stellt eine Säure absondernde Drüse dar. Die abgesonderte Säure ist wahrscheinlich Schwefelsäure und dient wahrscheinlich zum Auflösen des kohlensauren Kalkes der Muschelschale, der dann sofort wieder in Pulverform als schwefelsaurer Kalk ausgefällt wird.

C) Der Oesophagus (Speiseröhre).

Wir können als Oesophagus denjenigen Theil des Darmes bezeichnen, welcher sich zwischen dem Pharynx (oder dem Munde bei den Muscheln) und dem Magen erstreckt, wobei wir unter Magen diejenige Darmerweiterung verstehen, in welche die Mitteldarmdrüse einmündet. Die vordere Grenze des Oesophagus lässt sich immer leicht bestimmen. Sie liegt bei den Muscheln (wo ein Pharynx fehlt) am Mund, bei den Glossophoren aber am hinteren und oberen Ende des Pharynx. Die hintere Grenze des Oesophagus aber lässt sich oft nur willkürlich bestimmen, indem sich der im Ganzen schmale, röhrenförmige Oesophagus oft nur ganz allmählich zum Magen erweitert unter ebenso allmählicher Veränderung der Structur seiner Wandungen, oder indem vor dem Magen Darmerweiterungen vorkommen, von denen sich meist nicht entscheiden lässt, ob sie einen vorderen

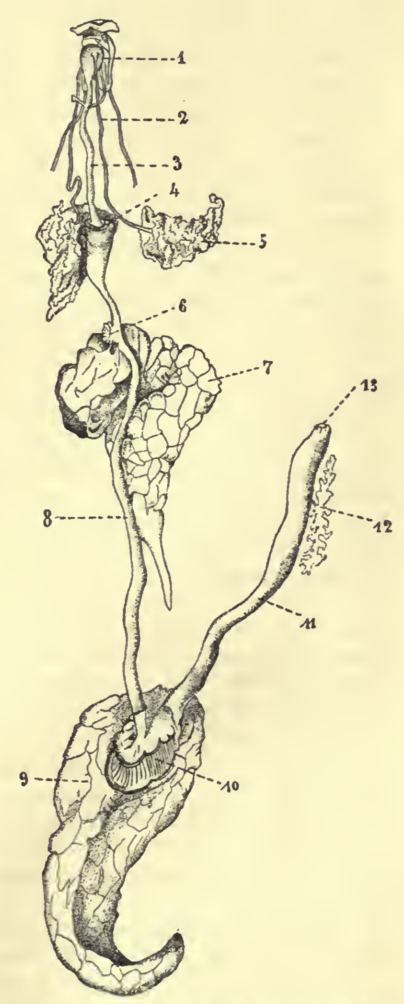


Fig. 540. **Darmsystem von Murex trunculus, nach Béla Haller. 1 Pharynx, 2 Ausführungsgänge der Speicheldrüse 5, 3 Oesophagus, 4, 6 und 7 Drüsen des Vorderdarmes 8, 9 Verdauungsdrüse (Leber), 10 Magen, 11 Enddarm, 12 Enddarmdrüse, 13 After.**

gesonderten Abschnitt des Magens oder einen hinteren erweiterten Abschnitt der Speiseröhre darstellen.

Während der Oesophagus bei den Lamellibranchiern, den Landpulmonaten, den meisten Opisthobranchiern und den zehnarmigen Cephalopoden als einfaches, innen oft mit Längsfalten versehenes und dann erweiterungsfähiges, bewimpertes Rohr zum Magen verläuft, zeigt er bei den anderen Abtheilungen Complicationen, die durch das Auftreten drüsiger Ausstülpungen oder musculöser Erweiterungen bedingt werden.

Bei einzelnen Solenogastres (z. B. Proneomenia) stülpt sich der Darm an der Grenze zwischen dem kurzen Oesophagus und Mitteldarm zu einem mehr oder weniger langen, dorsal vom Pharynx nach vorn verlaufenden unpaaren, blindgeschlossenen Divertikel aus, welches sich über die Cerebralganglien hinweg bis an das Kopfende erstrecken kann.

Bei Chiton stehen mit dem kurzen Oesophagus zwei seitliche drüsige Schlundsäcke (Zuckerdrüsen) in Verbindung, deren innere Drüsenwand in Form von Zotten gegen das Lumen vorspringt. Das Secret dieser Drüsen wandelt gekochte Stärke in Zucker um.

Aehnliche Schlundsäcke, die mit dem vorderen Theile des Oesophagus communiciren, finden sich auch bei Rhipidoglossen (z. B. Haliotis, Fissurella, Turbo). Ihr Drüsenepithel ragt ebenfalls meist in Form von stark entwickelten Zotten oder Falten in das Lumen vor.

Den zwei seitlichen Schlundsäcken der Chitonen und Rhipidoglossen entspricht wohl der sogenannte Kropf der Docoglossa (Patella), eine sackförmige Erweiterung des Oesophagus, die wegen der Beschaffenheit ihrer Innenwand mit dem Blättermagen eines Wiederkäuers verglichen worden ist (Fig. 539, *m*). Eine ähnliche Erweiterung des Schlundes findet sich auch bei Cypraeiden und Naticidae, die zu den ursprünglichen Formen der Monotocardier zu zählen sind.

Bei den mit einem Rüssel ausgestatteten Monotocardiern verlängert sich der dünne Oesophagus in dem Maasse, als sich der Rüssel selbst verlängert. An der Spitze des Rüssels findet sich der Mund, dann folgt der oft unansehnliche oder rudimentäre Pharynx und dann der lange Oesophagus, welcher den nicht verschiebbaren Theil des Rüssels in seiner ganzen Länge durchzieht, dann durch den Schlundring hindurchtritt und sich sogar noch weiter darüber hinaus nach hinten verlängern kann. Bei zurückgezogenem Rüssel liegt dann der hintere Theil des Oesophagus in Windungen, bei vorgestrecktem Rüssel tritt er in dessen verschiebbaren oder ausstülpbaren Basaltheil hinein.

Nicht selten zeigt der auf den langgestreckten Theil des Oesophagus, den sogenannten Rüsseldarm, folgende Abschnitt der carnivoren Monotocardier eine drüsige Erweiterung. Am meisten aber complicirt sich der Oesophagus bei den Rachiglossen und manchen Toxoglossa, wo sich die genannte Erweiterung als eine grosse, unpaare, compacte Anhangsdrüse vom Darme sondern kann (Leiblein'sche Drüse, Giftdrüse) und noch weitere Drüsen und Erweiterungen am Oesophagus vorkommen können (Fig. 540).

Man hat es wahrscheinlich gemacht, dass bei gewissen Prosobranchiern schon im Vorderdarm Verdauung und Resorption stattfindet.

Auch bei Pulmonaten und Opisthobranchiern kommt es gelegentlich zu einer vor dem Magen gelegenen Darmerweiterung (Kropf, Vormagen), und ebenso zeigt der kurze Oesophagus der Scaphopoden eine drüsige Erweiterung oder zwei seitliche Drüsendivertikel.

Während unter den Cephalopoden die Decapoden einen als einfaches, dünnes Rohr aufsteigenden Oesophagus besitzen, ist der Oesophagus der Octopoden mit einer ihm seitlich ansitzenden, als Kropf bezeichneten Tasche (Fig. 509) ausgestattet, welche keine drüsige Wandung besitzt und in dem Falle als Nahrungsreservoir dienen kann, wenn der Magen schon mit Nahrung erfüllt ist. Bei Nautilus stellt der Kropf eine sehr grosse, den Magen an Grösse übertreffende sackförmige Erweiterung des Oesophagus dar.

Fig. 541.

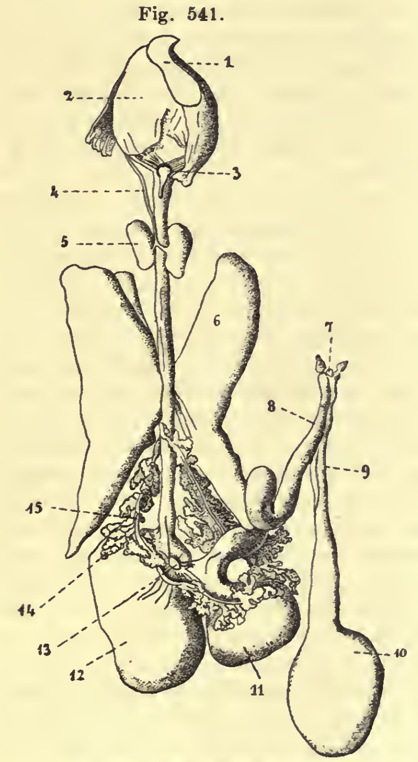


Fig. 542.

Fig. 542. **Skizze der Anatomie von Limacina helicina,** von der rechten Seite, nach Entfernung von Mantel, Herz und Niere, nach PELSENEER. 1 Flosse (Parapodium), 2 Fuss, 3 centrales Nervensystem (Schlundring), 4 Oesophagus, 5 After, 6 Spindelmuskel, 7 Ausführungsgang der Zwitterdrüse 7a, 8 Darm, 9 und 10 Platten der Magenbewaffnung, 11 accessorische Drüsen des Geschlechtsapparates, 12 Mantelhöhle, 13 Samenfurche.

Fig. 541. **Darmtractus von Sepia,** nach KEFERSTEIN. 1 Kiefer, 2 Pharynx, 3 hinteres Buccalganglion, 4 Ausführungsgang der Speicheldrüsen 5, 6 Verdauungsdrüse (Leber), 7 After, 8 Enddarm, 9 Ausführungsgang der Farbstoffdrüse (Tintenbeutel) 10, 11 Magenblindsack, 12 Magen, 13 Ganglion gastricum, 14 „Pancreasanhänge" der Ausführungsgänge 15 (Gallengänge) der Verdauungsdrüse.

D) Der Mitteldarm mit dem Magen und der Verdauungsdrüse (Mitteldarmdrüse, Leber).

Der Oesophagus führt in einen erweiterten Abschnitt, den Magen. In den Magen öffnen sich die Ausführungsgänge einer bei fast allen Mollusken stark entwickelten Mitteldarmdrüse, welche gewöhnlich als Leber, besser als Verdauungsdrüse bezeichnet wird. Denn diese Drüse spielt durchaus nicht die Rolle der Vertebratenleber, sondern sie übt vielmehr, soweit man bis jetzt darüber unterrichtet ist, eher die Function eines Pancreas oder die vereinigten Functionen der verschiedenen Verdauungsdrüsen des Wirbelthierdarmkanals aus, ohne dass jene bei den

Wirbelthieren so weitgehende Arbeitstheilung eingetreten wäre. Die Verdauungsdrüse stellt in den meisten Fällen eine reich verzweigte, bald tubulöse, bald acinöse Drüse dar, welche makroskopisch als ein compactes, in Lappen zerfallendes Organ von brauner, braungelber oder röthlicher Farbe erscheint. Ihr Drüsenepithel besteht aus drei Arten von Zellen: Leberzellen, Fermentzellen und Kalkzellen. Bei zahlreichen Nudibranchiern löst sich die Verdauungsdrüse in sich verästelnde Darmdivertikel auf, die sich fast nach Art der Gastrokanäle oder Darmäste der Turbellarien im Körper ausbreiten und bis in die Rückenanhänge des Körpers emporsteigen (cladohepatische Nudibranchier).

Unter den Solenogastres besitzt Chaedoderma ein einfaches Mitteldarmdivertikel, welches morphologisch der Verdauungsdrüse der übrigen Mollusken entsprechen dürfte, während bei Proneomenia, Neomenia etc. der gestreckte, gerade Mitteldarm in seinem ganzen Verlaufe mit drüsigen, dicht hintereinander liegenden, senkrecht stehenden, schmalen Seitentaschen ausgestattet ist.

Ein Theil der Mitteldarmdrüse (der der Austrittsstelle dieses Ausführungsganges zunächst gelegene Theil) und das Drüsenepithel des Ausführungsganges derselben können sich bei Cephalopoden in besonderer Weise differenziren und schliesslich ein distinctes Drüsensystem bilden, das man als Bauchspeicheldrüse oder Pancreas bezeichnet hat.

Nicht selten ist der Magen eine einseitige Ausbuchtung der Mitteldarmwand, so dass die Einmündungsstelle des Oesophagus in den Magen (Cardia) der vom Magen in den Dünndarm führenden Oeffnung (Pylorus) mehr oder weniger genähert ist. Es kann dann eine Art directer Verbindung zwischen Cardia und Pylorus bestehen, indem zwischen beiden eine von Längsfalten begrenzte wimpernde Furche oder Rinne verläuft, die sich übrigens auch in die angrenzenden Darmabschnitte fortsetzen kann.

Bei den Cephalopoden mündet der Ausführungsgang der Verdauungsdrüse (der sogenannte Lebergang, Gallengang) nicht direct in den Magen, sondern in eine blindsackartige Ausstülpung desselben, das Spiralcoecum.

Ein Divertikel des Magens sehr vieler Lamellibranchier enthält in seinem Lumen eine stabförmige, gallertige Cuticularbildung, den Krystallstil. Entsprechende Bildungen kommen auch bei Prosobranchiern, zumal bei Rhipidoglossen und Toxoglossen vor.

Der Magen vieler Opisthobranchier trägt an seiner Innenwand in verschiedener Weise cuticulare Zähne, Zahnplatten, Kieferplatten etc., welche zur

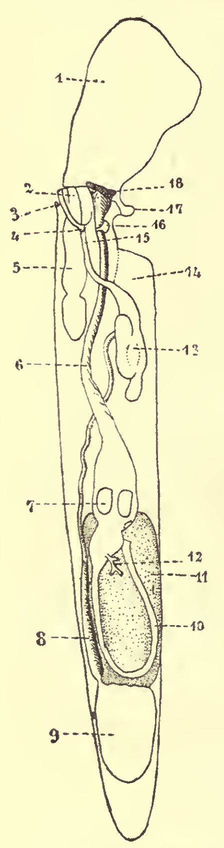


Fig. 543. **Skizze der Anatomie von Clio striata**, von der rechten Seite. Das auf dieser Seite liegende Herz, die Niere und der Mantel sind entfernt, nach PELSENEER. 1 Flosse (Parapodium), 2 Penisöffnung, 3 rechter Tentakel, 4 Geschlechtsöffnung, 5 Penis, 6 Oesophagus, 7 Platten der Magenbewaffnung, 8 Ausführungsgang der Gonade, 9 Gonade, 10 Darm, 11 Verdauungsdrüse (Leber), 12 ihre Ausführungsgänge (abgeschnitten), 13 Anhangsdrüsen des Geschlechtsapparates, 14 Mantelhöhle, 15 Endabschnitt des Ausführungsganges der Gonade, 16 Centralnervensystem (Ganglienring), 17 Fuss, 18 Pharynx.

weiteren Zerkleinerung der Nahrung dienen. Es ist dann die Muskelwand des Magens stark entwickelt.

Auf den Magen folgt als engerer, röhrenförmiger Abschnitt des Mitteldarmes der Dünndarm (Intestinum), welcher gewöhnlich in Windungen oder Schlingen verläuft, die bei den herbivoren und detritivoren Mollusken zahlreicher als bei den räuberischen Weichthieren sind.

Magen, Dünndarm und Verdauungsdrüse bilden zusammen mit einem Theil der Geschlechtsorgane den ganzen oder doch den weitaus grössten Theil des Eingeweidesackes, da wo ein solcher entwickelt ist.

a) Mitteldarm der Amphineuren. Bei Chiton treffen wir die bei den übrigen Mollusken bestehende Sonderung des Mitteldarmes in Magen, Verdauungsdrüse und Dünndarm. Der Magen liegt weit vorn und zeigt eine weite, einseitige Ausbuchtung, die functionell ein Secretreservoir darstellt. Cardia und Pylorus genähert. Die Verdauungsdrüse ist paarig. Die rechte grössere Leber mündet mit vier Mündungen, die linke kleinere mit einer Hauptöffnung in den Magen. Der Dünndarm ist mehr als 4 mal so lang wie der Körper und verläuft in zahlreichen Schlingen von constanter Lage. Chiton ernährt sich von kleinen, sogar mikroskopisch kleinen Algen.

Bei den Solenogastres ist im Gegensatz zu den Chitoniden keine Sonderung des Mitteldarmes in Magen und Dünndarm zu constatiren. Der Mitteldarm verläuft gestreckt und gerade durch den Leib, den er zum grössten Theil ausfüllt. Die drüsigen, als „Leberdivertikel“ aufgefassten Seitentaschen des Mitteldarmes von Neomenia, Proneomenia etc. kommen dadurch zu Stande, dass von beiden Seiten her schmale, senkrecht und quer stehende Septen (Fig. 544) gegen sein Lumen vorspringen, in welchen Muskelfasern zum rudimentären Fuss heruntersteigen, und in welchen Blutlacunen reichlich vorhanden sind. Bei Proneomenia Sluiteri kann man in der durch die Figur veranschaulichten Weise jederseits Septen erster, zweiter, dritter und vierter Ordnung unterscheiden. Die Septen der rechten alterniren mit den Septen der linken Körperseite. In der dorsalen Mittellinie zieht sich der Mitteldarm zu einer schmalen, in die Geschlechtsdrüse tief einschneidenden, bewimperten Längsfurche aus, und auch medioventral ist der Darm bewimpert.



Fig. 544. Horizontalschnitt durch ein Stück der mittleren Gegend des Körpers von Proneomenia Sluiteri. Man sieht die von rechts und links in die Mitteldarmhöhle vorragenden Septen erster, zweiter, dritter und vierter Ordnung. In der Tiefe die dorsale Wand des Mitteldarmes und seine Rinne, welche in die Zwitterdrüse einschneidet (vergl. Fig. 437).

b) Die Verdauungsdrüse der Gasteropoden zerfällt in zwei oder mehrere Lappen, zwischen denen der Magen und die Windungen des Dünndarmes eingebettet sind. Was die Zahl der Mündungen ihrer Ausführungsgänge anbetrifft, so finden sich bald eine, bald zwei, bald mehrere.

Die Wandungen der Verdauungsdrüse zeigen dieselbe Schichtenfolge, wie die Darmwandung. Bezüglich der das Drüsenepithel bildenden Ferment-, Leber- und Kalkzellen, besonders auch ihrer physiologischen Be-

deutung, muss auf die histologischen und physiologischen Originalabhandlungen verwiesen werden.

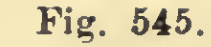
Bei den Nudibranchiern löst sich, wie schon erwähnt, die Verdauungsdrüse in ein System von drüsigen Darmästen auf (sogenannte „diffuse Leber"). Greifen wir einen instructiven Fall heraus, so sehen wir bei den Aeolidiern (Beispiel Tergipes) drei Darmäste aus dem Magen entspringen, zwei vordere seitliche und einen hinteren unpaaren. Diese verästeln sich in der Leibeshöhle, und schliesslich steigen ihre letzten Aeste oder Läppchen in die Rückenanhänge empor. Der Darminhalt kann bis in die letzten Verzweigungen dieser „diffusen Leber" vordringen (Fig. 545).

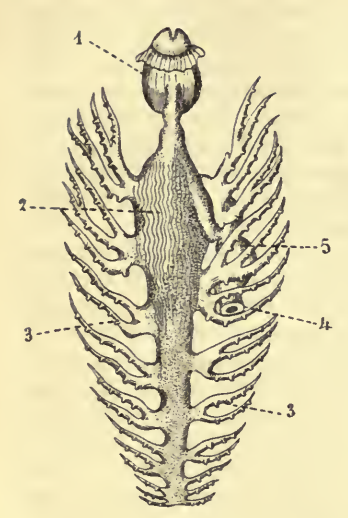
Man kann übrigens innerhalb der Nudibranchier die Auflösung der compacten Verdauungsdrüse in eine „diffuse Leber", d. h. die Lockerung, das Freiwerden und die Ausbreitung der in der compacten Drüse dicht aneinanderliegenden Drüsenschläuche fast Schritt für Schritt verfolgen. So bildet bei den Tritoniaden die Verdauungsdrüse eine grosse zusammenhängende Masse. Bei anderen Familien, z. B. den Tethymelibiden, Lomanotiden, Dendronotiden, Bornellidae, Scyllaeidae, sondert sich die Verdauungsdrüse in zwei vordere „Nebenlebern" und eine hintere „Hauptleber", von denen aber Drüsendivertikel abgehen, welche in die Rückenanhänge eintreten. Schliesslich lösen sich auch die Haupt- und Nebenlebern in gesonderte „Leberäste" auf (Aeolidier), die in einigen Fällen anastomosiren. Der unpaare, hintere Hauptast der „diffusen Leber" giebt besonders zahlreiche Seitenzweige ab, er erweitert sich häufig schlauchförmig und kann dann einer gestreckten Gallenblase oder einem hinteren Magenblindsack verglichen werden. Bei Phyllirhoë, einer pelagischen Form, die der Rückenanhänge entbehrt, vereinfacht sich die „diffuse Leber" auf 4 unverästelte Blindschläuche, von denen die beiden vorderen getrennt, die beiden hinteren vereinigt in den Magen einmünden (Fig. 403).

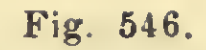
Der Magen mancher Opisthobranchier besteht aus zwei durch eine Einschnürung getrennten Abtheilungen. Er trägt bei einigen Formen, z. B. den Bulliden unter den Tectibranchiern, den Pteropoda thecosomata, den Tethymelibidae, Bornellidae, Scyllaeidae unter den Nudibranchiern, eine Bewaffnung mit harten, chitinigen Platten, Dornen, Zähnen u. s. w., die auf seiner Innenwand in verschiedener Zahl und Anordnung vorkommen können (Fig. 542, 543).

c) Der Mitteldarm von Dentalium (Fig. 546) besteht aus einem schlingenförmigen, auf sich selbst zurückgebogenen Magenschlauch und einem knäuelförmig aufgewundenen, hinter dem Oesophagus liegenden Dünndarm. In den Magen münden mit weiten Oeffnungen die beiden im oberen Theile des Körpers gelegenen Verdauungsdrüsen, über deren Gestalt die Fig. 546 die beste Auskunft ertheilt.

d) Der unter dem vorderen Schalenmuskel der Lamellibranchier liegende Oesophagus erweitert sich in der vorderen Basis des Fusses zu dem Magen, der etwas in das Innere des Fusses heruntersteigt. Im hinteren Grunde des Magens liegen zwei Oeffnungen, die eine ist der Pylorus und führt in den Dünndarm, der im Innern der Fussbasis in einer geringeren oder grösseren Zahl von Windungen verläuft; die andere führt in ein röhrenförmiges Divertikel, die Krystallstielscheide. In den Magen mündet mit mehreren Oeffnungen die ansehnliche, reich verästelte, acinöse Verdauungsdrüse (Leber), welche mit dem Magen im vorderen Theile der Fusshöhle liegt. Der Magen besitzt gelegentlich


Fig. 545.




Fig. 546.

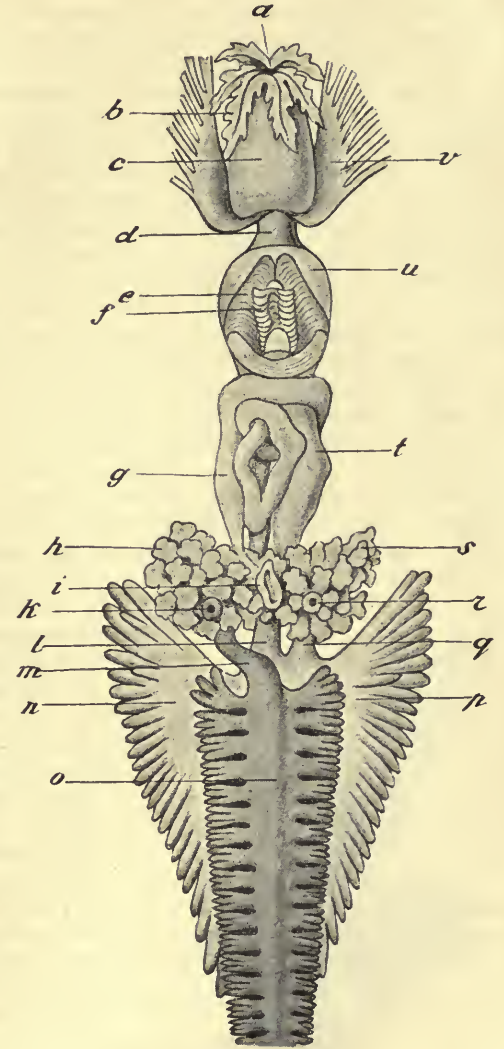


Fig. 545. **Darmsystem von Aeolis,** nach SOULEYET. 1 Pharynx, 2 Magen, 3 verästelte Verdauungsdrüse (Leber), 4 After, 5 Enddarm.

Fig. 546. **Darm, Niere und Geschlechtsorgane von Dentalium,** von der Hinterseite, nach LACAZE-DUTHIERS combinirt von LEUCKART. *a* Mund, *b* blattförmige Mundtentakel, *c* Schnauze, *d* Eingang zum Pharynx, *e* Pharynx mit Radula *f*, *g* Enddarm, *h* rechte Niere, *i* After, *k* rechte Nephridialöffnung, *l* und *q* Ausführungsgänge der Verdauungsdrüse *n*, *m* und *o* Gonade, *n* und *p* Verdauungsdrüse (Leber), *r* linke Nephridialöffnung, *s* linke Niere, *t* Magen, *u* Pharynx, *v* Lappen oder Segel, auf welchen die Fadententakel (Fangfäden) inseriren.

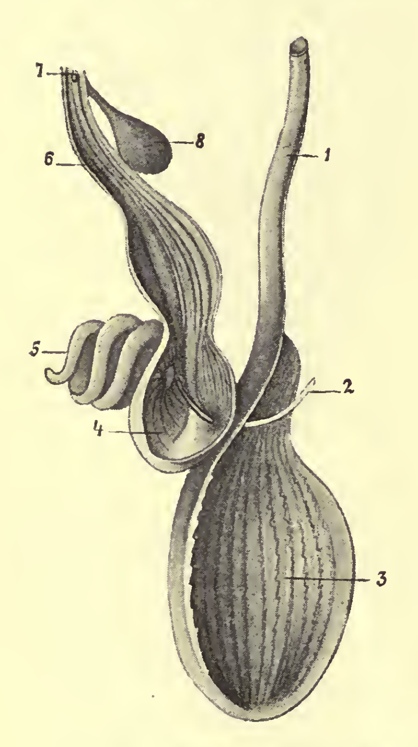
(Pholas, Jouannetia, Teredo) ausser der Krystallstielscheide noch einen zweiten Blindsack. Auf der inneren Magenwand kommt bei allen Muscheln eine verschieden dicke, gallertige Cuticularbildung (dreizackiger Körper, flêche tricuspide) vor, die sich in den ebenfalls gallertigen Krystallstiel fortsetzt. Der Krystallstiel selbst wird von dem Epithel der Scheide, in der er steckt, als Cuticularbildung in concentrischen Schichten abgesondert. Ueber die Rolle dieser gallertigen Bildungen ist in neuester Zeit die recht plausible Ansicht geäussert worden, dass sie dazu dienen, Fremdkörperchen, die mit der Nahrung in den Darm hineingelangen, wie z. B. scharfkantige Sandkörnchen, mit einer schleimigen Hülle zu umgeben, um so eine Verletzung der zarten Darmwand zu verhüten und die Fortbewegung der Partikelchen im Darm zu erleichtern.

Der Krystallstiel ragt mit der Spitze frei ins Darmlumen vor. Er liegt bei einigen Formen nicht in einer gesonderten Scheide, sondern in einer Darmrinne (Najaden, Cardium, Mytilus, Pecten etc.). Dreizackiger Körper und Krystallstiel sind vergängliche Bildungen, die wahrscheinlich periodisch neu erzeugt werden. Aehnliche Bildungen sind übrigens auch im Magen verschiedener Gasteropoden beobachtet worden. Haliotis hat sogar einen der Krystallstielscheide vergleichbaren Magenblindsack.

Bei den niederen Lamellibranchiern, den Nuculiden und den Solenomyidae, ist die Krystallstielscheide nur sehr wenig entwickelt oder 0. Schwach entwickelt ist sie auch bei den Arcidae.

Die Septibranchiaten (Poromya, Cuspidaria) unterscheiden sich vor allen anderen Lamellibranchiern durch das Fehlen der Windungen und die daraus resultirende Kürze des Dünndarmes. (Bezüglich des Darmes der Lamellibranchier vergl. Fig. 408, 409, 410, 411, 412.)

e) Der Magen der Cephalopoden liegt immer im dorsalen Theile des Eingeweidesackes als ein Sack mit stark entwickelter Muskelwand. Er besitzt immer einen blindsackförmigen Anhang (Magenblindsack, Spiralcoecum, Fig. 547, 541) von verschiedener Gestalt und Grösse, in welchen die Verdauungsdrüse (Leber) einmündet. Dieser Blindsack ist ein Reservoir für die Secrete der Verdauungsdrüse. Die Nahrung tritt nie in ihn hinein, und es finden sich sogar an der Stelle, wo der Blindsack in den Magen mündet, Klappenvorrichtungen, welche wohl eine Entleerung des im Blindsack angesammelten Secretes in den Magen gestatten, aber einen Eintritt des Mageninhaltes in den Blindsack verhindern.



Bei Nautilus mündet der Blindsack nicht in den Magen, sondern in den Anfangstheil des Dünndarmes und stellt eine kleine, runde Blase mit in das Lumen vorspringenden Lamellen dar. Rundlich oder eiförmig ist er auch bei Sepia und Sepiola, schwach entwickelt bei Rossia, sehr lang und spitz endigend bei Loligo und Sepioteuthis, am blinden Ende mehr oder minder spiralig aufgerollt bei allen Oegopsiden und Octopoden.

Die wohl entwickelte Verdauungsdrüse scheint sich auch da paarig anzulegen, wo sie beim erwachsenen Thier unpaar ist. Die ganze, stark baumförmig verästelte Drüse ist von einer gemeinsamen Haut derart umgeben, dass sie äusserlich den Eindruck einer compacten Drüse macht.

Fig. 547. Darmkanal von Loligo sagittata (ohne Pharynx und Speicheldrüsen), zum Theil aufgeschnitten, nach GEGENBAUR. 1 Oesophagus, 2 Sonde, in den Pylorus eingeführt, 3 Magen, 4 Magenblindsack mit Spiralcoecum 5, 6 Enddarm, 8 Tintenbeutel, 7 seine Mündung in den Enddarm.

Die Verdauungsdrüse von Nautilus besteht aus 5 (4 paarigen und 1 unpaaren) Lappen, welche um den Kropf herum liegen. Sie besitzt zwei Ausführungsgänge, welche mit kurzem gemeinsamem Endstück in den Darmblindsack einmünden.

Auch bei den Dibranchiata liegt die Verdauungsdrüse immer ventralwärts vom Magen, in der Umgebung des zum Magen aufsteigenden Oesophagus. Sie ist ungetheilt, rundlich oder eiförmig bei den Octopoden, Oegopsiden und Sepiola. Bei Loligo und Sepioteuthis wird sie von Oesophagus und der Aorta durchbohrt, bei Enoploteuthis durch diese Organe in ihrer dorsalen Hälfte in zwei Zipfel getheilt; ähnlich verhält sich Rossia. Bei Sepia und Spirula ist die Verdauungsdrüse in zwei seitliche Lappen getheilt, die bei Sepia gesondert sind, bei Spirula aber in der Mittellinie zusammenhängen.

Immer sind zwei Ausführungsgänge (Gallengänge) vorhanden, welche, der Medianebene genähert, vom oberen Theil der Verdauungsdrüse entspringen und mit einem vereinigten Endabschnitt oder getrennt in den Magenblindsack münden.

Ueber das sogenannte Pankreas (Bauchspeicheldrüse) der Cephalopoden ist morphologisch Folgendes ermittelt worden. Es ist ursprünglich ein besonders differenzirter Theil der Verdauungsdrüse und liegt bei den Octopoden als ein von dieser durch andere Farbe leicht zu unterscheidender Theil in derjenigen Gegend der Verdauungsdrüse, aus welcher ihre Ausführungsgänge entspringen. Bei Loligo finden wir die Drüse in der stark verdickten Wand der Ausführungsgänge selbst. Sie besteht hier aus zahlreichen drüsigen, anastomosirenden Ausstülpungen des Epithels der Ausführungsgänge in ihre Wand. Bei den übrigen Decapoden brechen diese Drüsenausstülpungen aus der Wand der Ausführungsgänge der Verdauungsdrüse in die umgebende Leibeshöhle vor, und es erscheint dann jeder Ausführungsgang in seiner ganzen Länge von zahlreichen bald traubigen, bald baumförmig verästelten „Pankreasanhängen“ besetzt. Das Pankreassecret enthält Diastase und scheint nur einen Theil der Functionen der Verdauungsdrüse auszuführen, nämlich denjenigen, welcher den verdauenden Leistungen der Speicheldrüsen der höheren Wirbelthiere entspricht.

Der Dünndarm, in welchem wohl allgemein bei den Mollusken (wenn auch nicht ausschliesslich) die Resorption der verdauten Nahrung stattfindet, ist bei den (carnivoren) Cephalopoden kurz und macht nur bei Tremoctopus violaceus mehrere Windungen.

E) Der Enddarm (Mastdarm, Rectum)

ist bei den Mollusken meist kurz. Wo er sich schärfer von dem Dünndarm absetzt, erscheint er diesem gegenüber gewöhnlich dadurch ausgezeichnet, dass er dicker und stärker musculös ist.

Bei der grossen Mehrzahl der Lamellibranchier und bei fast allen Diotocardiern durchbohrt der Enddarm die Herzkammer, eine Thatsache, welche neben so vielen anderen für die engere Verwandtschaft dieser beiden Abtheilungen spricht.

Der Enddarm ist bei gewissen Mollusken, nämlich bei den Scaphopoden, bei einigen Prosobranchiern (Muricidae, Purpuridae) und bei den Cephalopoden mit einer Anhangsdrüse, Analdrüse ausgestattet, welche besonders bei den Cephalopoden als Tintenbeutel allgemeiner bekannt ist.

Die Rectaldrüse von Dentalium ist eine verästelte acinöse Drüse, welche nach einer Angabe mit 6 getrennten Ausführungsgängen, nach einer anderen mit einem einzigen in den Enddarm mündet. Man hat im Lumen dieser Drüse Eier und Spermatozoen angetroffen und dabei vermuthet, dass sie zufällig durch die bei Dentalium beobachteten Schluckbewegungen des Enddarmes aus der Mantelhöhle in die Drüse gelangt seien.

Die bei einigen Rachiglossen (Monoceros, Purpura, Murex) existirende Analdrüse ist immer dunkel gefärbt (braun, violett) und bildet entweder einen vielfach ausgebuchteten Drüsenschlauch oder eine acinöse Drüse mit axialem Ausführungsgang. Immer mündet sie nahe dem After in den Enddarm.

Eine neben dem Rectum gelegene Drüse, die bei Pteropoda thecosomata (Clio, Cavolinia) und Bulloideen beobachtet und als Analdrüse bezeichnet worden ist, bedarf einer näheren Untersuchung.

Der Tintenbeutel der Cephalopoden (Fig. 548), welcher nur bei Nautilus fehlt, ist eine stark entwickelte Analdrüse. Sie mündet in den Enddarm nahe dem After. Das von ihr abgesonderte Secret, die Tinte oder der Sepiafarbstoff, bestehend aus äusserst kleinen Pigmentpartikelchen, wird mit Vehemenz aus dem Tintenbeutel und von da durch den Trichter nach aussen entleert, vertheilt sich rasch im Wasser und bildet um das Thier herum eine Pigmentwolke, welche dasselbe den Augen des Feindes entzieht.

Gestalt und Lage des Tintenbeutels (vergl. auch Fig. 541, 558 und 559). Die typische Lage des Tintenbeutels ist die vor dem Rectum, d. h. in der Schlinge, welche durch den vom Mund aufsteigenden und den zum After heruntersteigenden Schenkel des Darmes gebildet wird. Sehr klein ist der Tintenbeutel bei Spirula, Enoploteuthis und Sepioteuthis. Sowohl in der Reihe der Decapoden, als in der Reihe der Octopoden wird er fortschreitend grösser und lässt dabei immer deutlicher eine Sonderung in einen sackförmigen Theil und einen in den Enddarm vor dem After ausmündenden Ausführungsgang erkennen. Bei den Octopoden liegt der Tintenbeutel in den oberen Theil der Leber eingebettet, im Inneren der musculösen Leberkapsel. In dieser Lage (zwischen Leber und Rectum) finden wir ihn auch noch bei Sepiola. Dann aber sehen wir bei den übrigen Decapoden den Tintenbeutel immer mehr im Eingeweidesack in die Höhe steigen und dabei seinen Ausführungsgang immer mehr verlängern. Schliesslich treffen wir ihn bei Sepia (und den fossilen Dibranchiaten) am obersten Ende des Eingeweidesackes, hinter der Geschlechtsdrüse. Der Ausführungsgang begleitet den Enddarm auf seiner rechten Seite, biegt kurz vor der Einmündung in den Analabschnitt des Rectums um, um von vorn in diesen Abschnitt einzumünden. Aber auch bei Sepia legt sich der Tintenbeutel ontogenetisch als eine vordere Ausstülpung des Rectums an.

Bau des Tintenbeutels von Sepia (Fig. 548 A). Der Tintenbeutel besteht aus drei Theilen: 1) der Farbstoffdrüse, welche den Farbstoff secernirt, 2) dem Farbstoffreservoir mitsammt Ausführungsgang, welcher 3) nahe der Einmündung eine Ampulle mit drüsiger Wand bildet. Die Farbstoffdrüse liegt als ein Sack im Grunde des Tintenbeutels an seiner vorderen (der Genitaldrüse zugekehrten) Wand. Er ragt nach innen in den übrigen Hohlraum des Tintenbeutels vor, der als Reservoir und Leitungsweg des Farbstoffes dient,

welcher, in der Farbstoffdrüse bereitet, durch eine Oeffnung in der Wand dieser Drüse in das Reservoir übertritt. Der Binnenraum der Drüse wird von zahlreichen durchbrochenen, bindegewebigen und reich vascularisirten Lamellen durchsetzt, die selbst wieder miteinander zusammenhängen, so dass daraus ein fast schwammiges Gefüge resultirt. Immer neue Lamellen werden in einem nach unten zurückgebogenen, verengten Abschnitt, in der Bildungszone der Drüse, abgekammert, während die ältesten, der Oeffnung der Drüse zunächstliegenden sich ablösen und degeneriren. Alle Lamellen sind von einem Drüsenepithel ausgekleidet, und die Epithelzellen zeigen von der Bildungszone bis zu den ältesten Lamellen alle Stadien der Pigmentbildung. In der Bildungzone sind die jungen Drüsenzellen zuerst ungefärbt. In den successiv darauf folgenden Lamellen aber treten in ihnen immer mehr Pigmentkörnchen auf, die dann an den alten Lamellen in den Binnenraum der Drüse entleert werden, wobei die Zellen selbst sich loslösen und zu Grunde gehen.

Sowohl die Drüse, als das Farbstoffreservoir sind von einer bindegewebigen, vascularisirten Haut umhüllt, welche in der Drüse auch das bindegewebige Gerüst der Lamellen oder Trabekeln bildet.

Der gesammte Tintenbeutel aber ist selbst wieder von einer derben Haut umschlossen, die aus drei Schichten besteht: 1) einer inneren, silberglänzenden Flitterschicht (Argentea), ähnlich der entsprechenden Schicht in der äusseren Haut, 2) einer mittleren Muskelschicht (innere Längs- und äussere Ringmuskeln), 3) einer äusseren Bindegewebsschicht.

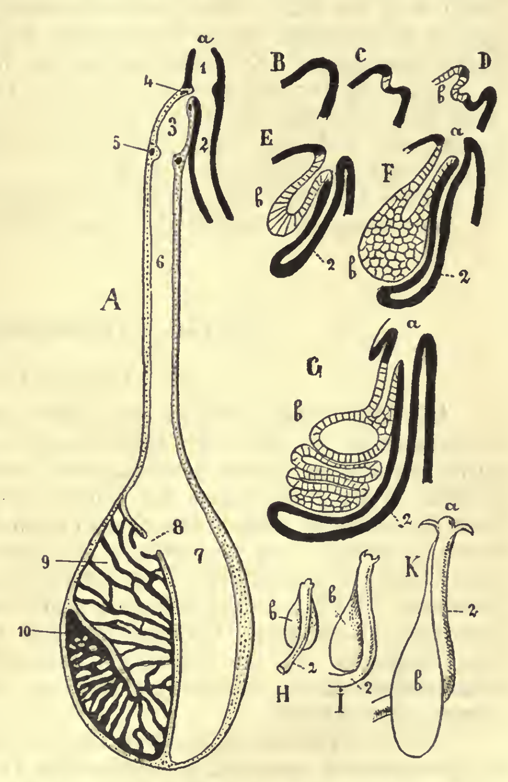


Fig. 548. **Morphologie der Farbstoffdrüse (Tintenbeutel) der Cephalopoden,** nach der Darstellung von P. Girod. *A* Medianer Längsschnitt durch den Tintenbeutel des erwachsenen Thieres. *a* After, 1 gemeinsamer Endabschnitt für das Rectum 2 und den Ausführungsgang des Tintenbeutels, 3 Ampulle, 4 und 5 Sphinctermuskeln der Ampulle, 6 Ausführungsgang des Tintenbeutels, 7 Farbstoffreservoir, 8 Mündung der Farbstoffdrüse in das Reservoir, 9 von Lamellen durchsetzter Theil der Farbstoffdrüse, 10 Bildungszone der Lamellen. *B—G* Verschiedene Stadien der Entwickelung der Farbstoffdrüse. *B* Analpapille. *C* Einstülpung an der Analpapille. *D* Am Boden der Einstülpung treten zwei neue Einstülpungen auf, welche immer tiefer werden und von denen die eine die Farbstoffdrüse *b*, die andere das Rectum 2 bildet. Bei *F* kann man an der Farbstoffdrüse schon die Bildungszone, bei *G* schon das erste Auftreten der Lamellen und des Ausführungsganges beobachten. *H*, *I*, *K* Veränderung der gegenseitigen Lage von Rectum und Farbstoffdrüse während der Entwickelung, von der Hinterseite (Mantelseite). *H* Das Rectum liegt hinter dem Tintenbeutel. Dieser verschiebt sich bei *I* so, dass er bei *K* hinter (auf die Mantelseite) das Rectum zu liegen kommt.

Was die Endampulle anbetrifft, so besitzt sie an den beiden verengten Enden nach innen vorspringende, als Klappen fungirende Falten und kann an diesen Stellen durch Muskelsphincter verschlossen werden. Auch die Ampulle selbst bildet an ihrer inneren Oberfläche Längsfalten, zwischen denen Drüsenschläuche münden.

Der After der Cephalopoden trägt immer zwei seitliche, vorragende, oft lanzettförmige Anhänge.

Der kurze und verengte Enddarm der Solenogastres öffnet sich in den dorsalen Theil eines am Hinterende des Körpers gelegenen Hohlraumes, in die Kloake, die selbst wieder mit der Aussenwelt durch eine ventrale, sehr erweiterungsfähige Längsspalte communicirt, und in welche auch die morphologisch als Nephridien zu betrachtenden Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane münden.

Nachdem der Enddarm der Lamellibranchier das Herz durchsetzt hat, verläuft er direct über den hinteren Schalenmuskel nach hinten, um sich mit dem After in den hinteren und oberen Theil der Mantelhöhle (Analkammer) zu öffnen.

Ueber die Lage des Afters vergl. das Kapitel V „Uebersicht über die Anordnung der Organe der Mantelhöhle“.

XVII. Circulationssystem.

A) Allgemeines.

Alle Mollusken besitzen ein Circulationssystem, das bei einigen Abtheilungen, besonders den Cephalopoden und einigen Prosobranchiern, durch Ausbildung eines geschlossenen arteriellen und venösen Gefässsystems einen hohen Grad der Complication erreichen kann. Nirgends fehlt als centrales propulsatorisches Organ das Herz. Dieses liegt, von einem Abschnitt der secundären Leibeshöhle, dem Pericard oder Herzbeutel umschlossen, in ursprünglicher Lage median über dem Enddarm. Bei den Lamellibranchiern und Diotocardiern wird es von dem Enddarm durchbohrt. Bei den übrigen Gasteropoden liegt es neben dem Enddarm. Es ist immer ein arterielles Herz, d. h. in die Blutbahn eingeschaltet, welche das Blut von den Athmungsorganen in den Körper zurückleitet.

Wo bei symmetrischen Mollusken der Rücken sich zu einem hohen Eingeweidesack auszieht, in welchen der Darm hinauf- und aus welchem er zum After heruntersteigt, kommt das Herz (Dentalium, Cephalopoden) hinter den Enddarm zu liegen. Bei den asymmetrischen Gasteropoden hängt die Lage des Herzens von der des Pallealcomplexes ab. Ist der After und Enddarm mit dem Pallealcomplex an die Vorderseite des Eingeweidesackes verlagert, so liegt das Herz vorn am Eingeweidesack (Prosobranchier, Pulmonaten, einige wenige Tectibranchier).

Aus dem Herzen entspringen im Allgemeinen zwei grosse Arterien (Aorten), von denen die eine den Kopftheil, die andere den Eingeweidesack und die in ihm enthaltenen Eingeweide mit Blut versorgt. Nicht selten wurzeln beide mit einem gemeinsamen Stamm im Herzen. Die Arterien ergiessen das Blut bei nicht geschlossenem Kreislauf früher oder später in die primäre Leibeshöhle, d. h. in das Lacunensystem des

Körpers. Das venöse Blut strömt bald in eigenwandigen Gefässen, bald in wandungslosen Blutkanälen in die Kiemen, wird hier arteriell und fliesst dann durch Vermittelung der Vorkammern (Atria) des Herzens in dieses zurück.

Typisch sind die Vorkammern des Herzens in einem Paare vorhanden, eine Vorkammer rechts und eine Vorkammer links von der Herzkammer. Dies gilt für alle Mollusken, die mit zwei symmetrischen Kiemen ausgestattet sind. Das arterielle Blut strömt dann aus der linken Kieme in die linke Vorkammer und von da in die Kammer, aus der rechten Kieme in die rechte Vorkammer und von da in die Kammer (Diotocardia zeugobranchia, Lamellibranchia, Cephalopoda dibranchiata). Auch da, wo die Kiemen in grösserer Zahl jederseits in der Kiemenfurche eine Längsreihe bilden (Chitoniden), liegt das Herz hinten über dem Enddarm und ist mit einer einzigen rechten und einer einzigen linken Vorkammer versehen. Diese Thatsache scheint mir ebenso sehr dafür zu sprechen, dass den Mollusken ursprünglich nur 2 Ctenidien und nur 2 Vorhöfe zukamen, als die Verhältnisse bei Nautilus (Cephalopoda tetrabranchiata) dagegen sprechen. Nautilus mit seinen 2 Paar Kiemen hat nämlich auch 2 Paar Vorhöfe des Herzens.

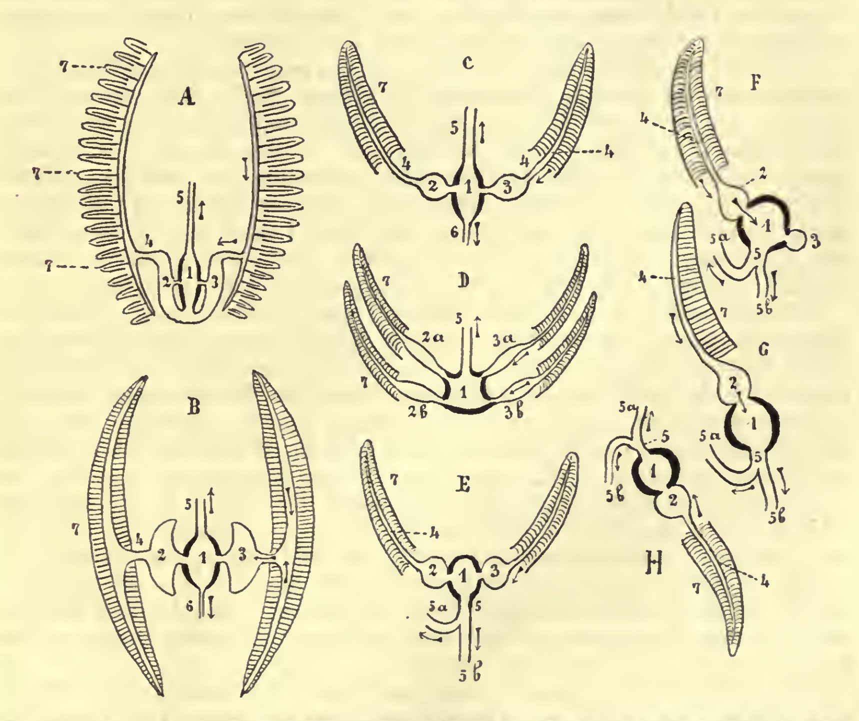


Fig. 549. *A—H* **Schemata zur Demonstration der Beziehungen zwischen Ctenidien, Herz und Aorta.** *A* **Chiton.** *B* **Lamellibranchier.** *C* **Dibranchiate Cephalopoden.** *D* **Tetrabranchiate Cephalopoden.** *E* **Prosobranchia diotocardia zeugobranchia.** *F* **Prosobranchia diotocardia azygobranchia.** *G* **Prosobranchia monotocardia.** *H* **Opisthobranchia tectibranchia.** 1 Herzkammer, 2, 3, 2*a*, 2*b*, 3*a*, 3*b* Vorkammern, 4 Vena branchialis = abführendes Kiemengefäss, 5 Aorta, 5*a* Aorta cephalica, 5*b* Aorta visceralis, 6 Aorta posterior vel superior, 7 Ctenidien.

Bei der grossen Mehrzahl der Gasteropoden ist mit der einen der beiden ursprünglich vorhandenen Kiemen auch der ihr zugehörige Vorhof des Herzens verschwunden. Gewöhnlich erhält sich mit der ursprünglich rechten Kieme der ursprünglich rechte Vorhof des Herzens, nämlich bei den Gasteropoden mit rechtsgewundener Schale. Bei ächt linksgewundenen Gasteropoden sind die Verhältnisse umgekehrt.

Es giebt indessen eine ganze Abtheilung von Prosobranchiern, die der Diotocardier, bei denen sich noch beide Vorhöfe erhalten haben. Dabei erweist es sich, dass die Vorhöfe des Herzens conservativer sind als die Kiemen, indem sich bei einigen Gruppen die beiden Vorhöfe noch erhalten haben, während die eine Kieme schon geschwunden ist. (Das Nähere weiter unten.)

Wo bei denjenigen Gasteropoden, welche nur eine Vorkammer des Herzens besitzen, der Pallealcomplex an die Vorderseite des Eingeweidesackes verschoben ist, liegen die Athmungsorgane vor dem Herzen und die einzige Vorkammer vor der Herzkammer (Prosobranchiata monotocardia, die meisten Pulmonata, einige wenige Opisthobranchiata). Bei denjenigen Gasteropoden aber, bei welchen sich der Pallealcomplex auf der einen (gewöhnlich der rechten) Körperseite befindet, liegt die Kieme hinter dem Herzen und der Vorhof hinter der Kammer. Zu diesen gehören fast alle Opisthobranchiaten. Auch bei einigen Pulmonaten, wie Testacella, Onchidium etc., liegt in Folge besonderer Organisationsverhältnisse der Vorhof des Herzens hinter der Kammer.

Das Blut oder besser die Hämolymphe ist eine Flüssigkeit, welche reich an gelösten Eiweissstoffen (Hämocyanin) ist, die zur Ernährung und Athmung dienen. In der Hämolymphe flottiren amöboide Zellen, die Lymphzellen oder Amöbocyten. Selten findet sich Hämoglobin gelöst in der Hämolymphe oder gebunden an besondere Blutkörperchen. Die Lymphzellen lösen sich entweder aus der Wand localisirter Blutdrüsen los, die eine verschiedene Lage haben können, oder ihre Loslösung erfolgt in diffuser Weise in grösseren Gefässbezirken. Ihrem Ursprung nach scheinen sie Bindegewebszellen darzustellen.

Die Wandung des Herzens und der eigenwandigen Gefässe besteht aus meist dicht verfilzten, glatten Muskelfasern und (am Herzen) einem äusseren Endothel, welches dem Pericard angehört. Ein inneres Endothel fehlt, so dass die Muskelfasern direct vom Blute bespült werden.

Die Wand der Herzkammer ist immer stärker musculös als die der Vorkammern. An der Einmündungsstelle der Vorhöfe in die Kammer finden sich immer in das Lumen vorspringende Klappen, welche bei der Contraction der Kammer ein Zurückströmen des Blutes in die Vorhöfe verhindern. Ausser diesen Atrioventricularklappen kommen gelegentlich auch Klappen zwischen Kammer und Aorta vor. Klappenvorrichtungen können auch in peripheren Blutbahnen auftreten, da, wo solche Blutbahnen zu contractilen Erweiterungen anschwellen. Beispiel: die Klappe zwischen den Kiemenherzen und den zuführenden Kiemengefässen der Cephalopoden.

Bei verschiedenen Gasteropoden und bei Chiton wurde in der Wand des Herzens ein Netz von Ganglienzellen und Nervenfasern nachgewiesen, welches von zwei Nerven verschiedenen Ursprungs innervirt wird. Der zum Kammerplexus gehende Nerv stammt bei Prosobranchiern aus dem linken Parietalganglion, der zum Vorhof gehende aus dem linken Parietovisceralconnectiv. Wo 2 Vorhöfe vorhanden sind, werden sie von den Kiemenganglien aus innervirt.

B) Specielles.

1. Amphineura.

a) Chitonidae (Polyplacophora). Das Herz ist symmetrisch mit zwei seitlichen Vorkammern.

Die Herzkammer und die beiden Vorkammern sind längliche Schläuche. Die Vorkammern verhalten sich zur Herzkammer folgendermaassen. Jede Vorkammer steht ungefähr in der Mitte ihrer Länge mit der Herzkammer in offener Communication. Ausserdem gehen die beiden Vorkammern hinten in einander über, und in diesen vereinigten Abschnitt mündet auch das Hinterende der Herzkammer. Die Kammer liegt der dorsalen Wand des Pericards an und ist an ihr durch ein medianes Endothelband befestigt. Sie setzt sich nach vorn in eine Aorta fort, welche das Blut durch Oeffnungen in ihrer Wand in die Leibeshöhle austreten lässt. Das ganze übrige Circulationssystem, mit Ausnahme der Fussarterien, besteht nicht aus eigenwandigen Gefässen, sondern ist lacunär.

Das venöse Blut sammelt sich aus dem Lacunensystem des Körpers (primäre Leibeshöhle) in einem Längsgang, welcher jederseits unter dem Pleurovisceralstrang verläuft. Aus diesem Längsgang strömt das Blut in die Kiemen, wird hier arteriell und kommt aus den Kiemen in einen zweiten Längsgang zurück, welcher über den Pleurovisceralsträngen verläuft. Aus diesen zwei Längsgängen führen zwei Quergänge in der Gegend des Herzens das arterielle Blut in dessen Vorkammern (vergl. Fig. 435).

Im Fusse liegen lateral und ventral von den Pedalsträngen die zwei Fussarterien, welche wahrscheinlich ihr Blut aus der Aorta beziehen und an das Lacunensystem des Fusses abgeben.

b) Solenogastres. Das Herz findet sich über dem Enddarm auf der Rückenseite des Pericards. Doch liegt es nicht frei in diesem letzteren oder durch ein Endothelband aufgehängt, sondern es ragt einfach von oben her in das Pericard vor, so dass es nur auf seiner Unterseite vom Pericardendothel überzogen ist. Das Vorhandensein von zwei Vorkammern hat sich nicht bestätigt. Das ganze übrige Circulationssystem ist rein lacunär. Grössere Blutgänge liegen in der vorragenden Kante der Hauptsepten, welche in den Mitteldarm vorragen, und blähen sie wulstförmig auf. Auch finden sich gelegentlich grössere Bluttaschen in Falten, welche von der Pharyngealwand in die Pharyngealhöhle vorragen und ansehnliche Bluträume in jenen als Kiemen betrachteten Falten, welche bei Neomenia und Chaetoderma in die Kloake vorragen. An allen diesen Stellen ist das die Bluträume gegen den Darm abschliessende Darmepithel bewimpert, und an allen diesen Stellen findet wohl Athmung statt.

2. Gasteropoda.

Verhältniss von Herzkammer und Vorkammern. Die niedersten Gasteropoden, nämlich die Diotocardier unter den Prosobranchiern, haben ein Herz mit zwei Vorhöfen. Dies gilt nicht nur für die Zygobranchier (Fissurella, Haliotis etc.), welche zwei Kiemen besitzen, sondern auch für die Azygobranchier (Turboniden, Trochiden, Neritidae), bei denen nur die linke (ursprünglich rechte) Kieme sich erhalten hat. In den rechten, kleineren und rudimentären Vorhof mündet dann keine Kiemenvene mehr, denn diese ist mit der rechten Kieme verschwunden. Bei den Zygobranchiern liegt die längliche Herzkammer in der Längsrichtung des Enddarmes, welcher sie der Länge nach durchbohrt. Bei den Azygobranchiern nimmt der Herzschlauch mit Bezug auf den ihn

durchbohrenden Enddarm eine quere Lage ein, die linke Vorkammer liegt vor, die rechte hinter der Kammer. In die vordere (linke) Vorkammer tritt von vorn her die linke Kiemenvene ein. Denken wir uns nun die hintere (rechte) Vorkammer vollständig geschwunden, wie dies bei allen übrigen Gasteropoden der Fall ist, so besteht dann das Herz aus einer Kammer und einer vor dieser liegenden Vorkammer, die von der wieder vor ihr liegenden Kieme oder Lunge die Kiemen- resp. die Lungenvene bezieht. Die gegenseitige Lage von Kammer, Vorkammer, Kiemen- resp. Lungenvene und Athmungsorgan ist charakteristisch für die Azygobranchier, Monotocardier und die meisten Pulmonaten.

Die Docoglossen (Patella und Verwandte) haben nur eine Vorkammer des Herzens, dagegen ist die Kammer bei Patella (nicht bei Acmaea) in zwei Abtheilungen getheilt.

Unter den Monotocardiern besitzt, soweit bis jetzt bekannt, nur Cypraea einen (rudimentären) rechten Vorhof, der, mit Ausnahme der Oeffnung in die Herzkammer, allseitig geschlossen ist.

Unter den Pulmonaten giebt es Formen, bei welchen die Vorkammer hinter der Herzkammer liegt. Diese Lage ist als eine secundär erworbene zu betrachten, hervorgerufen durch die Rückverlagerung des Afters und der Mantelhöhle an das Hinterende des Körpers (Testacella, Onchidium). Bei Daudebardia liegt die Vorkammer noch vor der Herzkammer, trotzdem ist diese Gattung schon (wie übrigens mehrere nackte Lungenschnecken) opisthopneumon, d. h. das respiratorische Gefässnetz der Mantelhöhle liegt zum grossen Theil hinter dem Herzen. Bei Testacella liegt auch der Vorhof hinter dem Herzen (vergl. p. 649).

Bei den Opisthobranchiern liegt die Vorkammer hinter der Kammer, dies hängt im Allgemeinen damit zusammen, dass die Kieme im hinteren Körpertheil liegt, oder dass doch da, wo kein ächtes Ctenidium vorhanden ist, wo vielmehr die Athmung durch die Analkiemen oder durch Rückenanhänge oder durch die Haut geschieht, die Kiemenvene von hinten zum Herzen tritt.

Bei einigen Tectibranchiern, z. B. Actaeon, Acera, Gasteropteron, liegt die Kieme ziemlich weit vorn, und es liegt dann der Vorhof mehr rechts seitlich von der Kammer als hinter derselben.

Von besonderer Bedeutung ist — mit Rücksicht auf das nämliche Verhalten der Lamellibranchier — die Thatsache, dass bei vielen Diotocardiern (z. B. Fissurella, Haliotis, Turbonidae, Trochidae, Neritidae, Neritopsidae etc.) die Herzkammer vom Enddarme durchbohrt wird, während bei allen anderen Gasteropoden der Enddarm am Herzen vorbeiläuft.

Circulation. a) Prosobranchier. Aus der Herzkammer entspringt ein grosses Gefäss, die Aorta. Diese theilt sich bald in 2 Aeste: 1) die vordere oder Kopfaorta (A. cephalica) und 2) die hintere Aorta (A. visceralis). Die vordere Aorta versorgt den vorderen Körpertheil (Kopf, Pharynx, Rüssel, Oesophagus, Magen, Begattungsorgane) und den Mantel mit Blut und giebt u. a. eine wichtige, in den Fuss eindringende Arteria pedalis ab, die sich bald in einzelne, den Fuss der Länge nach durchziehende Arterien auflöst. Bald ist die Kopfaorta reich verästelt, so dass sie sich in zahlreiche feine Gefässe auflöst, die sich in und an den erwähnten Organen ausbreiten, bald öffnen sich die Arterien, ohne sich reich zu verästeln, in arterielle Sinusse. Unter diesen verdient

besonders der grosse Kopfsinus, in welchen sich z. B. bei Haliotis die vordere Aorta öffnet, erwähnt zu werden. — Die Aorta visceralis versorgt die im Eingeweidesack liegenden Organe, vornehmlich die Verdauungsdrüse, die Geschlechtsdrüsen und den Mitteldarm. Wo sich die Kopfaorta über den durch die centralen Ganglien und ihre Commissuren gebildeten Schlundring hinaus nach vorn fortsetzt, tritt sie durch diesen Schlundring hindurch.

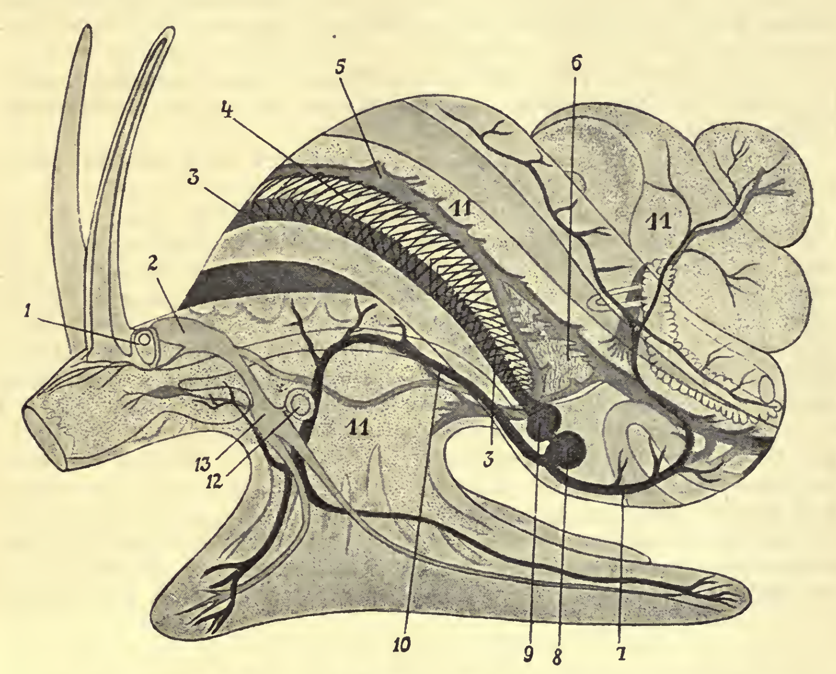


Fig. 550. **Gefässsystem von Paludina vivipara,** nach LEYDIG. Das Thier ist von der linken Seite gesehen. 1 Auge, 2 Cerebralganglion, 3 abführendes Kiemengefäss (Kiemenvene), 4 Kieme (Ctenidium), 5 zuführendes Kiemengefäss, 6 Niere, 7 Aorta visceralis, 8 Herzkammer, 9 Vorhof, 10 Aorta cephalica, 11 venöse Sinusse des Körpers, 12 Gehörbläschen, 13 Pedalganglion.

Das venöse Blut sammelt sich im Lückensystem aller Körpertheile und strömt in einem grossen venösen Sinus, nämlich in jenem Körperraum zusammen, in welchem Magen, Speicheldrüsen, Darm, Verdauungsdrüse und Geschlechtsorgane liegen. Dieser Raum oder diese primäre Leibeshöhle ist geräumiger in der Umgebung des Magens, sehr eingeengt aber im eigentlichen Eingeweidesack, wo die Lappen der Verdauungsdrüse, die Wandungen des Darmes und die Geschlechtsdrüsen mit ihren accessorischen Theilen so dicht gedrängt liegen, dass sie nur enge Spalten zwischen sich lassen.

Aus dem grossen venösen Sinus gelangt das Blut im Allgemeinen auf 3 Wegen in das Herz zurück.

1) Ein grosser Theil des venösen Blutes strömt durch Lacunen oder durch Gefässe in die paarige oder unpaare Kiemenarterie (zuführendes Kiemengefäss). Bei der Athmung in der Kieme wird das Blut arteriell und sammelt sich (vergl. das Kapitel über die Athmungsorgane) in einem abführenden Kiemengefäss, welches als Kiemenvene das

Blut in den Vorhof des Herzens führt. Wo zwei Kiemen vorhanden sind, kommen natürlich auch 2 Kiemenarterien und 2 Kiemenvenen vor, welche letztere das arterielle Blut in 2 Vorhöfe des Herzens ergiessen.

2) Ein anderer Theil des venösen Blutes durchströmt die Niere, sammelt sich aus der Niere wieder in Lacunen oder Gefässen, die zur Kieme führen, und gelangt schliesslich wieder durch die Kiemenvenen in das Herz. Seltener gelangt das Blut, welches die Niere durchströmt hat, mehr oder weniger direct, also unter Umgehung der Kieme als venöses Blut in den Vorhof, wo es sich mit dem von der Kieme kommenden arteriellen Blute vermischt.

3) Ein gewisser Theil des venösen Blutes ergiesst sich direct, unter Umgehung der Niere sowohl als der Kieme, in die zum Vorhof des Herzens führende Kiemenvene.

So ist also im Herzen dem arteriellen Blut auch venöses beigemischt.

b) Pulmonata. Das Blutgefässsystem (Beisp.: Helix pomatia, Limax, Fig. 551, 552, 477) verhält sich ganz ähnlich wie das der Monotocardier. Die wichtigste Abweichung ist durch das Auftreten der Luftathmung bedingt. Verschiedene Venen sammeln das venöse Blut aus dem grossen Leibessinus und dem Lacunensystem und vereinigen sich zu einer grossen Vene, welche den Enddarm begleitet und als Vena circularis in den verdickten und mit der Leibeswand des Nackens verwachsenen Mantelrand verläuft. Aus dieser Vene entspringen zahlreiche, venöse Gefässe, die sich an der Unterseite des Mantels oder, mit anderen Worten, an der Decke der mit Luft erfüllten Mantelhöhle (Lunge) ausbreiten und ein zierliches, respiratorisches Gefässnetz erzeugen. In diesem Netz wird das venöse Blut arteriell und wird durch zahlreiche Gefässe in die grosse Lungenvene (Vena pulmonalis) geleitet, welche dem Rectum annähernd parallel an der Decke der Mantelhöhle nach hinten verläuft, um in den Vorhof des Herzens einzutreten. Die Gefässe des respiratorischen Gefässnetzes

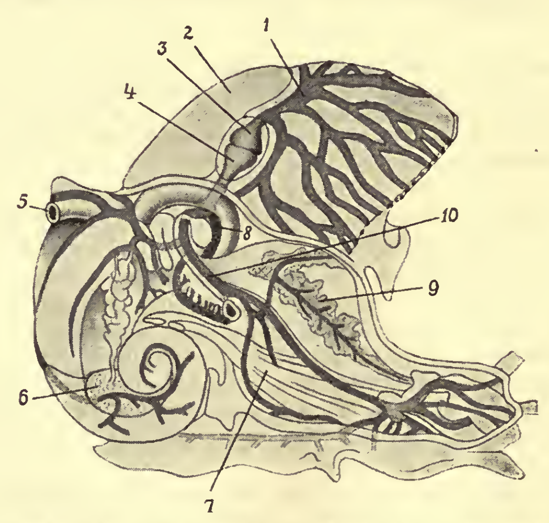


Fig. 551. Lungenvenen, Herz und Arteriensystem von Helix, nach HOWES. Der Mantel (Lungendecke) aufgeschnitten und zurückgeklappt. 1 Lungenvene (abführendes Lungengefäss), 2 Niere, 3 Vorhof, 4 Kammer des Herzens, 5 Rectum, durchschnitten, 6 Zwitterdrüse, 7 Spindelmuskel, 8 Aorta visceralis, 9 Speicheldrüsen, 10 Aorta cephalica.

erheben sich leisten- oder rippenförmig auf der Mantelfläche. Das Mantelepithel, welches sie an der der Mantelhöhle zugekehrten Seite überzieht, ist bewimpert.

Die abführenden Lungengefässe, welche in der Gegend der Niere auf der rechten Seite der Lungenvene verlaufen, treten zuerst in die Niere ein und lösen sich in ihr in ein feineres Gefässnetz auf, bevor sie in die Lungenvene einmünden.

Die Kopfaorta tritt nicht durch den Schlundring, sondern zwischen den Pedal- und Visceralganglien hindurch, ein Verhalten, das auch bei den meisten Opisthobranchiern bestehen soll.

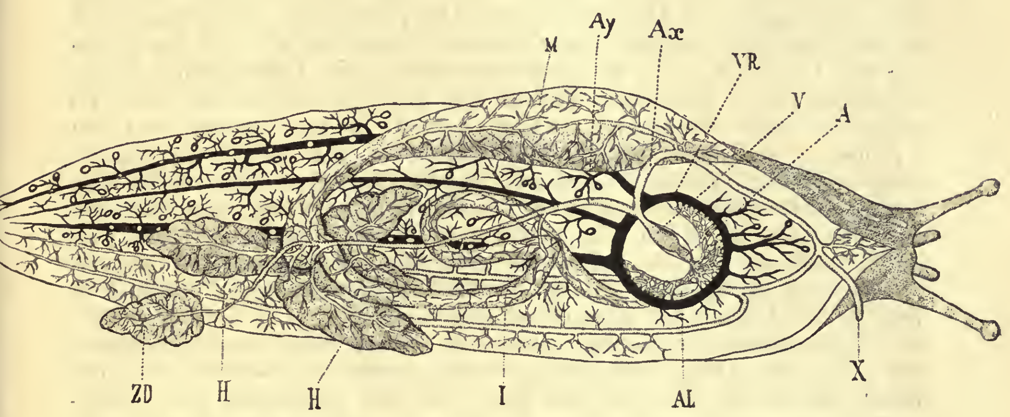


Fig. 552. Gefässsystem von Limax, nach von LEUCKART combinirten Zeichnungen von DELLE CHIAJE und SIMROTH. Die Venen, welche das venöse Blut aus dem Körper zur Lunge führen, sind schwarz gehalten. *A* Vorhof, *V* Herzkammer, *VR* venöser Ringsinus der Lungenhöhle, *Ax* Aorta cephalica, *Ay* Aorta visceralis, *M* Muskelmagen, *ZD* Zwitterdrüse, *H* Verdauungsdrüse, *I* Darm, *AL* Athemloch, *X* Arteria genitalis.

Bei den opisthopneumonen Pulmonaten (z. B. Daudebardia, Testacella), bei denen der kleine oder rudimentäre Eingeweidesack an das Hinterende des Körpers gerückt ist, und bei welchem die sonst im Eingeweidesack eingebetteten Organe (Leber, Geschlechtsorgane) in die über dem Fusse liegende Körperhöhle zurückverlagert sind und also vor dem weit hinten befindlichen Herzen liegen, ist die hintere Aorta stark reducirt, die vordere Aorta dagegen sehr stark entwickelt. Die hintere Aorta versorgt nur die hinteren Leberlappen und die Zwitterdrüse, und es fällt hier der vorderen Aorta (Kopfaorta, A. ascendens) auch die Aufgabe zu, einen Theil jener Organe mit Blut zu versorgen, welche, wie z. B. die vorderen Leberlappen, ein Theil der Geschlechtsorgane, sonst in das Verbreitungsgebiet der hinteren Aorta fallen.

Bei Oncidium ist zwar eine der hinteren Aorta entsprechende Arteria visceralis, die sich bald nach dem Ursprung der Aorta aus dem Herzen abzweigt, vorhanden, aber sie nimmt einen nach vorn gerichteten Verlauf.

c) Opisthobranchier. Auch hier sind die Verhältnisse im Wesentlichen wie bei den Prosobranchiern, mit den durch die verschiedene Lage der Kiemen bedingten, zum Theil schon signalisirten Abweichungen.

Zur summarischen Darstellung des Kreislaufes der Tectibranchier wähle ich Gastropteron. Das in ein geräumiges Pericard

eingeschlossene Herz befindet sich rechtsseitig vor und über der Kiemenbasis. Es liegt quer, die stärker musculöse Kammer links, der Vorhof rechts, zwischen Kiemenbasis und Herz. Aus der Kammer entspringt die Aorta, die sich sofort in eine vordere und eine hintere Aorta spaltet. Die vordere Aorta dringt in die Kopfhöhle ein. Die von ihr abgehenden Hauptarterien sind: 1) Die Arterie des Copulationsorganes. 2) Die beiden grossen Fussarterien, von denen jede sich bald wieder in 2 Aeste theilt, nämlich a) die vordere Fussarterie; sie verästelt sich reichlich in den Parapodien; b) die hintere Fussarterie, sie läuft jederseits parallel der Medianlinie im medianen Theil des Fusses nach hinten. 3) Die Arterien der Kopfscheibe. 4) Die Arterien des Schlundkopfes und Oesophagus. 5) Das Vorderende der vorderen Aorta verästelt sich in den den Mund umziehenden Geweben. Folgendes sind die Hauptäste der hinteren Aorta: 1) die Magenarterie; 2) die Leberarterien; 3) die Genitalarterien. Aus allen Theilen des Körpers strömt das venöse Blut in reich verzweigten Bahnen zurück in zwei grosse venöse Sinusse, von denen der eine die Kopfhöhle, der andere die Rumpfhöhle darstellt. Weite, aber kurze Blutkanäle führen das venöse Blut aus diesen Sinussen in die Niere, die ein reiches, venöses Lacunensystem aufweist. Aus der Niere tritt es direct in das zuführende Kiemengefäss über, wird in der Kieme arteriell, sammelt sich in dem abführenden Kiemengefäss, welches als Kiemenvene nach kurzem Verlauf in den Vorhof des Herzens eintritt.

Nach dieser Darstellung geht alles venöse Blut bei Gastropteron auf seinem Rückwege zum Herzen erstens durch die Niere und zweitens durch die Kieme, so dass das Herz nur von arteriellem Blut durchströmt wird.

Das scheint aber durchaus nicht bei allen Tectibranchiern der Fall zu sein, denn es wird, um nur ein Beispiel anzuführen, bei Pleurobranchus ein grosser Theil des venösen Blutes aus einem dorsalen Ringsinus durch einen sehr kurzen, aber weiten venösen Gang direct in die Kiemenvene entleert, dicht an der Stelle, wo letztere in den Vorhof einmündet, mit Umgehung sowohl der Niere, als auch der Kieme.

Dorididae. Ohne auf die specielleren Verhältnisse des Kreislaufes einzugehen, sei hier nur erwähnt, dass ein Theil des venösen Blutes direct durch zwei seitliche Gefässe in den Vorhof einmündet. Ein anderer Theil ergiesst sich in einen an der Basis der Kiemenkrone gelegenen inneren venösen circumanalen Ringsinus. Aus diesem steigt das Blut in die Kiemen empor, wird in ihnen arteriell, strömt aus den Kiemen zurückkommend in ein äusseres circumanales Ringgefäss und aus diesem von hinten durch die Kiemenvene in den Vorhof des Herzens (Fig. 475).

Nudibranchiata. Das im Pericard eingeschlossene Herz liegt fast immer vor der Körpermitte und in der Mediane des Körpers. Die aus der Kammer ihren Ursprung nehmende Aorta theilt sich in eine vordere und eine hintere Aorta, die sich beide in ein eigenwandiges Arteriensystem auflösen. Die feineren Arterienzweige öffnen sich in das Lacunensystem des Köpers, das hie und da gefässartige Kanäle bilden kann und mit dem grossen Kopf- und Eingeweidesinus in Verbindung steht. Aus dem Lacunensystem der Rückenanhänge oder der Haut sammeln sich, wie es scheint, eigenwandige Venen, welche das arteriell gewordene Blut in den Vorhof des Herzens zurückführen. Meist sind es schliesslich drei „Kiemen-

venen", die in den hinter dem Herzen liegenden Vorhof einmünden, zwei seitliche und eine von hinten kommende mediane, unpaare.

3. Scaphopoda.

Das Circulationssystem von Dentalium ist — mit alleiniger Ausnahme des erst ganz kürzlich entdeckten, rudimentären Herzens — vollständig lacunär und besteht aus Kanälen, Sinussen und Lückensystemen, deren specielle Anordnung hier nicht besprochen werden kann.

Das Pericard mit dem Herzen liegt an der Hinterseite des Körpers, dorsalwärts vom After. Denken wir uns den Darm von Dentalium gestreckt und horizontal gelegt, so würde das Herz in typischer Lage auf der Rückenseite des Enddarmes liegen. Das Herz entbehrt der Vorhöfe und stellt eine sackförmige Einstülpung der vorderen Wand des Pericards in die Pericardialhöle dar. Durch feine Spalten steht es mit den benachbarten Blutsinussen des Körpers in Verbindung.

4. Lamellibranchiata.

Herz. Die Regel, welche für fast alle Muscheln gilt, ist die: das Herz ist vom Enddarm durchbohrt, besitzt zwei seitliche Vorhöfe und liegt in einem Pericard.

Es giebt jedoch vereinzelte Ausnahmen von dieser Regel. Bei Nucula, Arca, Anomia liegt die Kammer über (dorsalwärts von) dem Enddarm. In Anbetracht, dass diese Gattungen zu den ursprünglichen Lamellibranchiern gehören, in Anbetracht ferner, dass das Herz der Amphineuren, Scaphopoden und Cephalopoden ebenfalls über, resp. hinter dem Enddarm liegt, dürfen wir diese dorsale Lage für die ursprüngliche Herzlage der Lamellibranchier halten. Die Durchbohrung des Herzens seitens des Enddarmes ist so entstanden zu denken, dass die Kammer von oben her sich nach unten hin um den Enddarm herumbog.

Das Herz der erwähnten Muschelgattungen ist ausserdem noch dadurch ausgezeichnet, dass die Kammer in der Querrichtung mehr oder weniger stark ausgezogen ist und zwar so, dass seine beiden seitlichen Enden blasenförmig angeschwollen sind, während der mittlere, über dem Darm verlaufende Verbindungstheil enger und dünner ist. Am weitesten gehen diese Verhältnisse bei Arca Noae, wo man von zwei seitlichen Herzkammern sprechen kann, die nicht mehr durch ein einfaches Verbindungsstück zusammenhängen. Die Theilung der Kammer in zwei seitliche Theile hat hier auch eine Theilung der beiden Aorten herbeigeführt. Immerhin verbinden sich sowohl die beiden vorderen, als die beiden hinteren Aortenstämme nach relativ kurzem Verlaufe zu einer unpaaren vorderen resp. unpaaren hinteren Aorta.

Haben die erwähnten Gattungen ein über dem Enddarm liegendes Herz, so haben einige specialisirte Formen ein unter dem Enddarm liegendes Herz, z. B. Meleagrina, Ostrea, Teredo. Der Grund dieser Erscheinung dürfte in der zunehmenden Entfernung der Kiemenbasis von der ursprünglichen Herzgegend liegen, wobei die Vorhöfe und mit ihnen die Herzkammer mitgezogen wurden. Dabei bleiben aber die Vorhöfe nicht mehr seitlich von der Kammer, sondern sind an ihre Unterseite verzogen, wo sie, miteinander verwachsen, durch eine grössere oder kleinere Oeffnung communiciren. Pinna, Avicula und Perna zeigen uns die aufeinanderfolgenden Stadien der Verlagerung des Herzens an

die Unterseite des Enddarmes. — Das oben erwähnte Wegrücken der Kiemen aus der ursprünglichen Herzgegend wurde selbst wieder bedingt durch die Verlagerung des immer stärker werdenden ursprünglich hinteren Schalenmuskels nach vorn und unten bis in die Mitte der jederseitigen Schalenklappe. Dass dieser hintere Schalenmuskel bei fortschreitender Reduction und schliesslichem Schwinden des vorderen zu dem einzigen Schliessmuskel der „Monomyarier" geworden ist, wurde schon früher betont.

Auch bei Teredo liegt das Herz auf der Unterseite des Enddarmes. Das hängt damit zusammen, dass sich hier der Enddarm mit dem After dorsalwärts dem Munde genähert hat, während die Kiemen, in ursprünglicher Lage verharrend, das Herz auf der Unterseite des Darmes zurückbehalten haben.

Circulation (Fig. 409). Das Arteriensystem ist eigenwandig und verästelt sich in feine Gefässe, die das Blut in ein Lacunensystem des Körpers entleeren. Das venöse System scheint besonderer eigenwandiger Gefässe zu entbehren, wenn auch die venösen Blutbahnen gefässartige engere oder weitere Kanäle bilden.

Aus der Herzkammer entspringt im Allgemeinen eine vordere und eine hintere Aorta. Die vordere Aorta läuft über dem Darm nach vorn und theilt sich in verschiedene Arterien. Die Arteria visceralis bedient den Darm, die Verdauungsdrüse und die Geschlechtsdrüse; die Fussarterie ernährt den Fuss; die vordere Mantel-

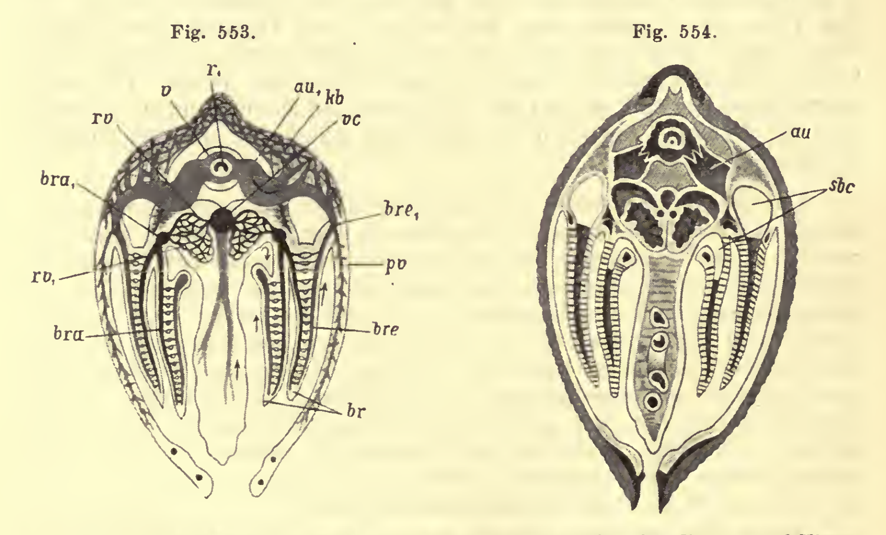


Fig. 553. **Querschnitt durch Anodonta, zur Demonstration des Kiemen- und Nierenkreislaufes, sowie der Kiemenvenen, nach Howes.** *br* Kiemen, *bre* ausleitendes Kiemengefäss (Kiemenvene), welches in die grosse, querdurchschnittene, der Kiemenbasis entlang verlaufende Kiemenvene bre_1 einmündet, *pv* Mantelvene, *vc* grosser venöser Körpersinus, *kb* Pericardialdrüse, au_1 Vorhof, r_1 Rectum, *v* Herzkammer, *rv* und rv_1 Nierengefässe, bra_1 grosses, an der Basis der Kieme verlaufendes zuführendes Kiemengefäss (Kiemenarterie), *bra* in die Kieme verlaufender Seitenast desselben. Die venöses Blut führenden Gefässe resp. Sinusse sind schwarz gezeichnet.

Fig. 554. **Weiterer Querschnitt durch Anodonta,** nach Howes. Die Figur erklärt sich aus Fig. 553. *au* Vorhof, *sbc* vom Wasser durchspülte, mit der Mantelhöhle in Communication stehende Räume an der Kiemenbasis zwischen auf- und absteigender Kiemenlamelle.

arterie verbreitet sich im vorderen Theil des Mantels und in den Mundlappen.

Die hintere Aorta tritt hinten aus der Kammer aus und verläuft an der Unterseite des Enddarmes. Sie theilt sich bald in zwei grosse, seitliche Hauptarterien, die hinteren Mantelarterien. Die Hauptstämme der vorderen und hinteren Mantelarterien verlaufen jederseits dem freien Mantelrand entlang und gehen ineinander über, so dass sie zusammen die beiden Mantelrandarterien bilden. Aus den Wurzeln der hinteren Mantelarterien entspringen ferner noch kleinere Arterien, welche den Enddarm, das Pericard, den hinteren Schliessmuskel, die Retractoren der Siphonen etc. versorgen. Aus dem Lacunensystem des Körpers sammelt sich das venöse Blut durch zusammenfliessende Blutkanäle schliesslich in einem venösen Längssinus, welcher unter dem Pericard liegt (Fig. 553).

Von hier aus durchströmt der grösste Theil des Blutes das complicirte, venöse Kanalnetz der beiden Nieren, um sich jederseits in einer der Basis der Kieme entlang verlaufenden „Kiemenarterie" (zuleitendes Kiemengefäss) zu sammeln und von diesem aus in die beiden Kiemenlamellen einzutreten. Es wird in den Kiemen bei der Athmung arteriell, strömt als arterielles Blut in eine der Kiemenarterie parallel verlaufende „Kiemenvene" (ableitendes Kiemengefäss) und von dieser in den Vorhof des Herzens.

Ein Theil des venösen Blutes aber gelangt durch directe Verbindungen aus dem venösen Sinus in die Kiemenarterie (mit Umgehung der Nieren) und ein Theil sogar mit Umgehung der Niere direct in das Pericard. Durch diese letztere Communication wird also dem das Herz durchströmenden, aus den Kiemen stammenden arteriellen Blute ein wenig venöses beigemischt.

Nicht bei allen Lamellibranchiern entspringt aus dem Herzen eine vordere und eine hintere Aorta. Gerade in den niederen Gruppen der Protobranchiaten und Filibranchiaten giebt es zahlreiche Formen (Nucula, Solenomya, Anomia, Mytilidae), bei denen aus der Kammer nur ein einziger vorderer Aortenstamm hervorgeht, die aber bald eine Arterie, die Arteria visceralis abgiebt, welche diejenigen Gebiete bedient, die bei den übrigen Lamellibranchiern durch die Aorta posterior versorgt werden. Hierin, das heisst in dem Vorhandensein einer einzigen, aus der Kammer entspringenden Aorta, stimmen die erwähnten niederen Muscheln mit Chiton und den Gasteropoden überein. Dass die Aorta bei den Prosobranchiern und den meisten Pulmonaten hinten aus der Herzkammer austritt, ist ein secundäres Verhalten, hervorgerufen durch die Verlagerung des Pallealcomplexes nach vorn.

Es ist noch zu bemerken, dass bei einer sehr specialisirten Muschel, bei Teredo nämlich, die hintere Aorta mit der vorderen verschmilzt, so dass auch hier ein gemeinsamer Aortenstamm die Herzkammer verlässt.

Bei mit Siphonen ausgestatteten Lamellibranchiern kommt an der hinteren Aorta, nahe der Stelle, wo sie aus der Herzkammer austritt, eine musculöse und contractile Erweiterung vor, die als Bulbus arteriosus bezeichnet worden ist. Sie hat vielleicht die specielle Function, beim Ausstrecken der Siphonen durch Blutschwellung wirksam zu sein. Das Zurückfliessen des Blutes in die Herzkammer bei der Contraction (Systole) des Bulbus arteriosus verhindert eine von seiner vorderen Wand in ihn hineinragende zungenförmige Klappe.

5. Cephalopoda.

Herz (Fig. 509, 549 und 555). Es muss hier zunächst wieder auf die wichtige Thatsache hingewiesen werden, dass Nautilus ein Herz mit 4 Vorhöfen, die Decapoden und Octopoden ein Herz mit 2 Vorkammern besitzen. Dieser Unterschied hängt mit der verschiedenen Zahl der Ctenidien (4 bei Nautilus: Tetrabranchiata, 2 bei Decapoden und Octopoden: Dibranchiata) zusammen.

Bei Nautilus ist das Herz ein fast viereckiger, jederseits in zwei Zipfel ausgezogener Sack, und die 4 Vorhöfe, die in die 4 Herzzipfel einmünden, sind langgestreckte Schläuche, welche eher wie erweiterte Kiemenvenen, als wie Vorkammern aussehen.

Die kräftig musculöse Herzkammer der Dibranchiata ist fast überall schlauchförmig verlängert. Bei den Octopoden liegt sie quer, so dass die 2 Vorhöfe in einer Flucht mit ihr liegen. Bei den Oegopsiden liegt sie in der Längsaxe des Körpers, ist also nach unserer Orientirung in dorsoventraler Richtung verlängert, und die Vorhöfe stehen senkrecht zu ihr. Eine Zwischenstellung zwischen Octopoden und Oegopsiden nehmen bezüglich der Lage des Herzens die Myopsiden ein.

Das hier besprochene Herz ist das dem Herzen der übrigen Mollusken entsprechende. Man bezeichnet es als arterielles Herz, zum Unterschied von den venösen Herzen, die weiter unten besprochen werden sollen.

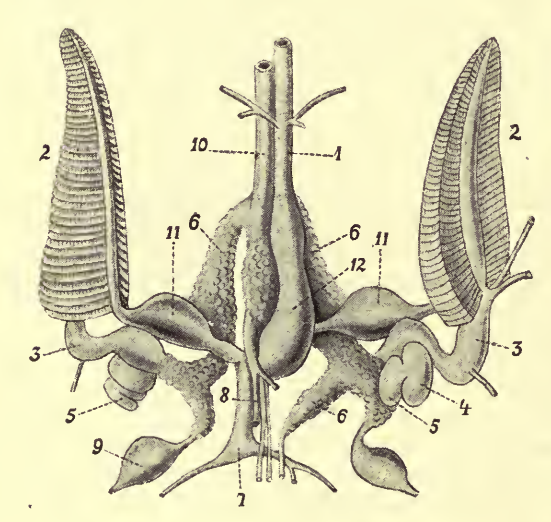


Fig. 555. Circulationssystem, Venenanhänge des Nephridialsystems und Kiemen von Sepia officinalis, von vorn, nach HUNTER. 1 Aorta cephalica, 2 Ctenidien, 3 zu den Ctenidien führende Venen, 4 Kiemenherzen, 5 Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse), 6 Venenanhänge des Nephridialsystems, 7 Aorta abdominalis, 8 Vena abdominalis, 9 seitliche Venen, 10 Vena cephalica, 11 Vorhöfe, 12 Herzkammer.

Circulation. Zunächst muss hier hervorgehoben werden, dass das Blutgefässsystem ein wenigstens theilweise geschlossenes ist. Es existirt nicht nur ein reich verzweigtes, eigenwandiges Arteriensystem, sondern auch ein reich verzweigtes, eigenwandiges Venensystem. Beide gehen an gewissen Körperstellen, z. B. in der Haut und in verschiedenen Muskelschichten, durch ein System von Haargefässen (Capillaren) direct ineinander über. An anderen Stellen aber ergiessen die Arterienzweige das Blut in ein Lückensystem; das venös gewordene Blut sammelt sich aus diesem in Sinussen (besonders in einen peripharyngealen Kopfsinus), um von da aus durch eigenwandige Venen den Kiemen zugeführt zu werden.

Aus der Herzkammer nehmen zwei Aorten ihren Ursprung, erstens die nach unten (gegen den Kopffuss) verlaufende Aorta cephalica, und zweitens die nach oben gegen die Spitze des Eingeweidesackes verlaufende Aorta abdominalis. Die Aorta cephalica ist viel stärker als die A. abdominalis. Sie giebt in ihrem Verlaufe zunächst Aeste an den Mantel und die vordere Körperwand ab, versieht den Magen, das Pankreas, die Verdauungsdrüse, den Oesophagus, die Speicheldrüsen und den Trichter mit Arterien. Nachdem sie hierbei den Oesophagus begleitet hat, gabelt sie sich, im Kopfe angekommen, in zwei Aeste, die sich an die Basis der Arme begeben, um sich hier in ebenso viele Arteriae brachiales zu theilen, als Arme vorhanden sind.

Die Aorta abdominalis versieht im Allgemeinen den Enddarm, den Tintenbeutel, die Geschlechtsorgane, den dorsalen Theil der Körperwand und die Flossen, wo solche vorhanden sind, mit Arterien.

Nur bei den Oegopsiden entspringen indessen bloss die zwei erwähnten Aorten aus der Herzkammer. Bei den Octopoden und Myopsiden nehmen gewisse Arterien, die zum Verbreitungsgebiet der Aorta abdominalis der Oegopsiden gehören, einen directen Ursprung aus der Herzkammer, so vornehmlich die Arteria genitalis, welche zu der Keimdrüse verläuft, und bei Myopsiden ein feines, als Art. anterior bezeichnetes Gefäss.

An einzelnen Stellen können die Arterien zu kleinen musculösen und contractilen Erweiterungen, peripheren Arterienherzen, anschwellen.

Das Venensystem wollen wir zunächst für Sepia kurz beschreiben. In jedem Arm sammelt sich das venöse Blut (z. Th. durch Capillaren, z. Th. durch Lacunen) in einer der Innenseite der Arme entlang verlaufenden Vene. Alle Armvenen ergiessen ihr Blut in einen die Mundmasse umgebenden ringförmigen Kopfsinus, welcher überhaupt das venöse Sammelreservoir für die ganze Kopffussgegend ist. Aus diesem Sinus entspringt die grosse Kopfvene (Vena cephalica), welche auf der Hinterseite des Oesophagus und der Leber in den Eingeweidesack emporsteigt. Sie sammelt auf ihrem Wege venöses Blut aus der Leber, dem Trichter u. s. w. Etwas unter dem Magen theilt sie sich gabelig in die beiden Hohlvenen (Venae cavae), welche in die beiden an der Basis der Kiemen liegenden contractilen Venenherzen einmünden. Aus dem oberen Theil des Eingeweidesackes sammelt sich das Blut in mehreren Abdominalvenen. Die wichtigsten sind folgende. Eine unpaare Vena abdominalis mündet in die Vena cephalica genau an der Stelle, wo sie sich in die Venae cavae theilt. Zwei seitliche Abdominalvenen münden in die Hohlvenen nahe der Stelle, wo sie in die Kiemenherzen eintreten.

Alle diese Venen tragen in der Region des Herzens traubenförmige oder lappige Anhänge, die Venenanhänge. Alle diese Anhänge sind hohl und communiciren überall mit den Venen, so dass sie also reichlich von Blut durchspült werden. Die Höhle, in welche diese Anhänge vorragen, ist die Höhle der Nierensäcke, und das Epithel, welches die Venenanhänge überzieht, gehört zur Epithelwand der Niere (vergl. diese).

Wir sehen also, dass auch hier das aus dem Körper zurückströmende Blut reichlich Gelegenheit hat, in den Venenanhängen die in ihm enthaltenen excretorischen Bestandtheile an die Niere abzugeben.

An den beiden venösen Kiemenherzen finden sich Anhänge, die Pericardialdrüsen, von denen später die Rede sein wird. Die beiden Kiemenherzen dienen dazu, bei ihrer Contraction das venöse Blut

in das zuführende Kiemengefäss zu treiben. Das in den Kiemen arteriell gewordene Blut (über den Kiemenkreislauf vergl. p. 670) strömt durch das ausführende Kiemengefäss, die sogenannte Kiemenvene, in die Vorkammern des Herzens und von da in die Kammern.

Im Gegensatz zu den übrigen Mollusken strömt bei den Cephalopoden das gesammte aus dem Körper zurückkehrende Blut durch die Kiemen, so dass das Herz nur arterielles Blut erhält.

Der weitaus grösste Theil des venösen Blutes kommt (in den Venenanhängen) mit der Niere in Berührung, bevor es in die Kiemen eintritt.

Bei den Octopoden zeigt das Venensystem nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten. Bei Octopus verlaufen an der Aussenseite eines jeden Armes zwei mit einander durch Anastomosen verbundene Venen, die das venöse Blut der Arme sammeln. An der Basis der Arme verbinden sich diese Venen zunächst paarweise, dann so, dass aus ihrer jederseitigen Verbindung eine laterale Kopfvene hervorgeht.

Die beiden seitlichen Kopfvenen vereinigen sich mit einander zu der grossen, vor dem Trichter hinter dem Oesophagus emporsteigenden Vena cephalica. Die Armvenen ergiessen also hier ihr Blut nicht erst in einen venösen Ringsinus des Kopfes, wie das bei Sepia der Fall war, sondern sie stehen mit der Vena cephalica in directer Verbindung. Nichtsdestoweniger existirt auch bei Octopus ein Kopfsinus. Dieser steht aber nicht in Verbindung mit der Vena cephalica, wohl aber mit einem grossen, den ganzen Eingeweidesack erfüllenden Sinus, welcher nichts anderes ist als die primäre Leibeshöhle, und in der die Eingeweide, vom venösen Blute gebadet, liegen. Aus diesem grossen venösen Sinus strömt das Blut durch zwei grosse und weite Venen, die sogenannten „Peritonealtuben“, in den oberen Theil der Aorta cephalica, nahe der Stelle, wo sich diese in die zwei Hohlvenen theilt.

Nautilus ist vor allem durch das Fehlen der Kiemenherzen ausgezeichnet. Ferner theilt sich jede der beiden Hohlvenen in zwei Aeste, die als zuführende Kiemengefässe zu den Kiemen gehen.

XVIII. Die Leibeshöhle.

(Primäre und secundäre Leibeshöhle, Pericard, Pericardialdrüsen.)

Man unterscheidet bei den Mollusken eine primäre und eine secundäre Leibeshöhle. Die erstere stellt im Allgemeinen das Lacunen- und Sinussystem des Körpers dar, in welches sich die Arterien öffnen, und aus welchem die Venen, wo solche vorhanden sind, ihr Blut beziehen. Sie ist ohne eigene Epithelwand, d. h. sie wird begrenzt, je nach den örtlichen Verhältnissen, vom angrenzenden Bindegewebe, Nervengewebe, Muskelgewebe, oder auch von Epithelien, die aber, wie das Darmepithel, Körperepithel, Nierenepithel etc., anderen Organen angehören.

Die sogenannte secundäre Leibeshöhle oder das Coelom ist bei der grossen Mehrzahl der Mollusken als Leibeshöhle sehr reducirt und erhält sich meist nur in zwei beschränkten Höhlen, erstens dem Pericard oder Herzbeutel und zweitens der Höhlung der Gonaden (Hoden, Ovarien, Zwitterdrüsen). Sie ist immer allseitig von einer eigenen Epithelwand, dem Endothel

der Leibeshöhle, ausgekleidet. Sie entspricht der ächten, von einem Endothel ausgekleideten Leibeshöhle, dem Coelom der Anneliden. Wie dieses, steht sie mit den nach aussen leitenden Nephridien (bei den Mollusken gewöhnlich nur in einem Paar vorhanden) durch die Nephridialtrichter in offener Verbindung, so dass also eine Sonde von aussen durch die Niere in die secundäre Leibeshöhle, und zwar in denjenigen Theil derselben eingeführt werden könnte, welcher als Pericard das Herz enthält. Die Keimlager sind als Wucherungen des Endothels der secundären Leibeshöhle zu betrachten. Im Pericard differenzirt sich ihr Epithel bei sehr vielen Mollusken zu Drüsen, die, als Pericardialdrüsen bezeichnet, wohl neben den Nieren excretorisch thätig sind.

Dass das Lumen der Geschlechtsdrüsen der Mollusken ein Theil einer ächten Leibeshöhle ist, und dass die Keimlager selbst, d. h. jene Zellcomplexe, welche die Eier und Spermatozoen liefern, Wucherungen der Endothelwand dieser Leibeshöhle darstellen, wäre schon a priori eine berechtigte Suggestion. Nun finden sich aber bei gewissen Mollusken, nämlich bei den Solenogastriden, bei Sepia und bei Nautilus, Verhältnisse, welche diese Auffassung direct stützen. Bei diesen Formen steht nämlich der Geschlechtsdrüsensack in offener Verbindung mit dem übrigen Theil der secundären Leibeshöhle, ist gewissermaassen nur ein unvollständig abgegliederter Abschnitt derselben.

Bei den Solenogastres (Typus Proneomenia) liegt die Zwitterdrüse als ein langgestreckter Schlauch über dem Mitteldarm. Auf dem Querschnitt erscheint dieser Schlauch fast herz- oder nierenförmig, indem er rechts und links nach unten ausgebuchtet ist. Das kommt dadurch zu Stande, dass der Mitteldarm dorsalwärts eine schmale, aber tiefe Längsfurche bildet, welche von unten her in den Zwitterdrüsenschlauch einschneidet. Der Zwitterdrüsenschlauch ist im Innern durch eine Scheidewand, deren Endothelwand die Bildungsstätte der Eier ist, in zwei seitliche Räume getrennt, die selbst wieder von Scheidewänden durchzogen sein können, auf denen die Geschlechtsproducte sich entwickeln. Besonders deutlich ist diese Theilung des Zwitterdrüsenschlauches in zwei seitliche Kammern in seinem hinteren Theile, wo sich die beiden Kammern schliesslich voneinander isoliren und als zwei kurze Leitungskanäle der Geschlechtsproducte getrennt in das Pericard einmünden.

Wenn wir die Verhältnisse der secundären Leibeshöhle von Proneomenia vergleichen mit denen eines Anneliden, so kommen wir zu folgendem Resultat.

Im Bereiche des Mitteldarmes fehlt das Rückengefäss. Die Leibeshöhle ist viel weniger geräumig, so dass sie den Darm nur noch auf seiner Rückenseite umgiebt. Sie ist nur als Zwitterdrüsensack entwickelt, dessen Endothelwand die Geschlechtsproducte liefert.

In der Gegend des Enddarmes ist das im dorsalen Mesenterium liegende Rückengefäss als Herz entwickelt, während die Leibeshöhle hier als Pericard imponirt.

Das Pericard steht durch zwei Kanäle mit der Kloake in Communication, die mit Recht vom morphologischen Gesichtspunkte aus als Nephridien betrachtet werden (vergl. Fig. 556).

Da bei den Solenogastres, Nautilus und Sepia die Genitaldrüsenschläuche oder -säcke als Theile der secundären Leibeshöhle erkannt sind, so folgt daraus, dass sie auch bei allen übrigen Mollusken unter

diesen Gesichtspunkt fallen, wenn sie auch mit der übrigen secundären Leibeshöhle nicht mehr in directem Zusammenhang und offener Communication stehen.

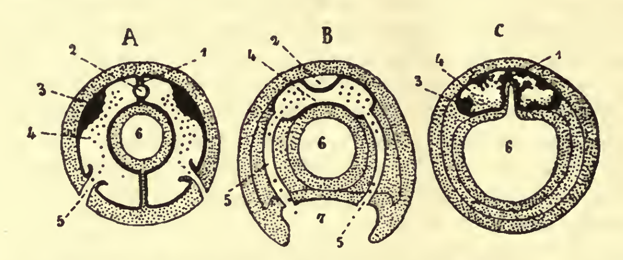


Fig. 556. **Schematische Querschnitte durch einen Ringelwurm *A* und einen Solenogastriden *B* und *C* zur Demonstration der Beziehungen der secundären Leibeshöhle zu Gonaden und Nephridien. *B* Gegend der Kloake. *C* Gegend des Mitteldarmes. 1 Dorsales Mesenterium, 2 Rückengefäss resp. Herz, 3 Keimepithel, 4 secundäre Leibeshöhle, in *B* Pericard, in *C* Zwitterdrüse, in der secundären Leibeshöhle Geschlechtsproducte, 5 Nephridien, 6 Darm, 7 Kloake.**

Bei den Chitoniden ist die secundäre Leibeshöhle in recht ansehnlicher Ausdehnung erhalten. Sie zerfällt in drei, untereinander nicht mehr zusammenhängende Abschnitte. Der eine Abschnitt enthält den Darm und die Verdauungsdrüse (Leber), die also aussen, d. h. gegen die Leibeshöhle zu von einem Endothel überzogen sind. Die Mesenterien, welche ursprünglich den Darm an die Leibeswand befestigten und an welchen das parietale Endothel der Leibeswand sich in das viscerale Endothel des Darmes und der Leber fortsetzte, sind jedoch verschwunden bis auf Reste, die sich am Enddarm erhalten haben. Die beiden übrigen Abschnitte der secundären Leibeshöhle sind: 1) das Pericard, und 2) die Genitaldrüse. Gewisse Bänder, durch welche die drei Abschnitte miteinander verbunden sind, wurden als die eingeschnürten Reste der Communication zwischen den drei Abtheilungen der ursprünglich einheitlichen secundären Leibeshöhle aufgefasst (Fig. 557).

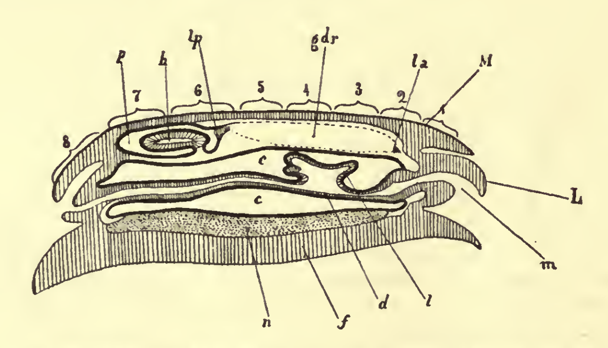


Fig. 557. **Schematischer Längsschnitt durch Chiton, zur Demonstration der Beziehungen zwischen den verschiedenen Abtheilungen der secundären Leibeshöhle, nach Haller. 1—8 Lage der 8 Schalenplatten auf dem Rücken, *M* vorderer Theil des Rückenintegumentes, *L* Schnauze, *m* Mund, *l* Verdauungsdrüse (Leber), *d* Darm, *f* Fuss, *n* Niere, *p* Pericard, *c* den Darm umgebender Theil der secundären Leibeshöhle, *h* Herz, *lp* Verbindungsband zwischen Pericard und Gonade, *gdr* Gonade, *la* Verbindungsband zwischen Gonade und hinterem Theil der den Darm umgebenden secundären Leibeshöhle.**

Es empfiehlt sich, im Anschluss an die Amphineuren die Cephalopoden zu behandeln. Bei Nautilus und den Decapoden (Beispiel Sepia, Fig. 558) ist im dorsalen Theil des Eingeweidesackes eine geräumige secundäre Leibeshöhle vorhanden. Sie ist durch ein vorspringendes Septum unvollständig in zwei übereinander liegende Räume getheilt, von denen der untere als Pericardialraum das Herz mit den von ihm ausgehenden oder zu ihm zurückkehrenden Arterien und Venen, die Kiemenherzen und die Pericardialdrüsen enthält, während der obere den Magen und die Geschlechtsdrüse birgt. Dieser gesammte Raum, welcher auch als Visceropericardialhöhle bezeichnet wird, ist von Endothel ausgekleidet, welches auch die in ihm liegenden Organe überzieht. Er steht durch zwei Oeffnungen (Wimpertrichter) mit den beiden Nierensäcken in Verbindung. Bei Nautilus mündet er ausserdem noch direct durch zwei Kanäle in die Mantelhöhle. Die Oeffnungen dieser Kanäle liegen dicht neben den Nierenöffnungen.

Ist die secundäre Leibeshöhle bei Nautilus und den Decapoden sehr geräumig, so ist sie dagegen bei den Octopoden sehr stark reducirt und auf ein enges, aber dickwandiges Kanalsystem eingeschränkt, welches früher als Wassergefässsystem bezeichnet wurde. Die bei Nautilus und den Decapoden in ihr liegenden Organe: arterielles Herz mit zu- und ableitenden Gefässen, Kiemenherzen, Magen, liegen jetzt nicht mehr in ihr, sondern ausserhalb derselben und sind selbstverständlich auch nicht mehr von einem Endothel überzogen. Trotzdem zeigt das erwähnte Kanalsystem der Octopoden noch

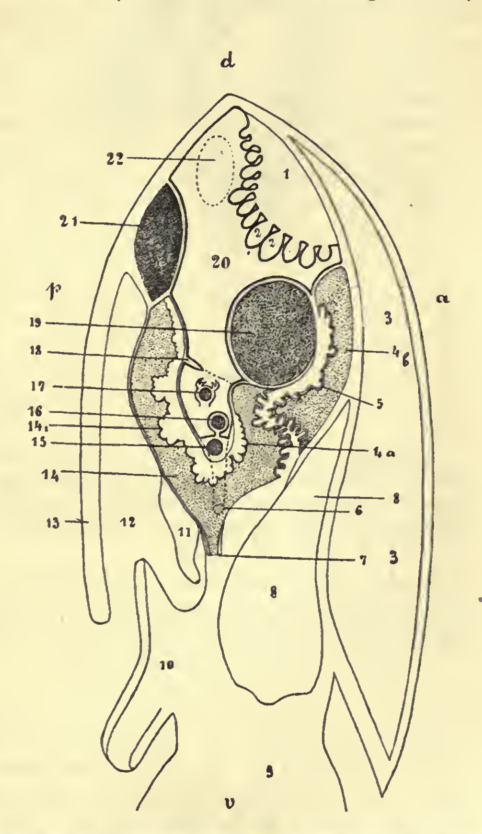


Fig. 558. **Schematische Darstellung der secundären Leibeshöhle von Sepia**, nach Grobben. Medianer Längsschnitt durch den Körper, in den aber auch Organe eingezeichnet sind, die, weil paarig und symmetrisch, nicht in die Schnittebene fallen. Die Umrisse der secundären Leibeshöhle sind durch dickere Linien hervorgehoben. 1 Weiblicher Keimkörper mit in die Gonadenhöhle (Ovarialkapsel, Abschnitt der secundären Leibeshöhle) vorragenden Eiern 2, 3 Schale, 4*b* vorderer Theil des Nierensackes, 5 Pancreasanhänge des Ausführungsganges (Gallenganges) der Verdauungsdrüse (Leber), 4*a* vordere Venenanhänge des Nierensystems, 6 Mündung (Trichter) der Niere in die secundäre Leibeshöhle, 7 Aeussere, d. h. Mantelöffnung der Niere, 8 Verdauungsdrüse (Leber), 9 Kopffuss, 10 Trichter, 11 Ende des Eileiters mit weiblicher Geschlechtsöffnung, 12 Mantelhöhle, 13 Mantel, 14 hinterer Theil des Nierensackes, 15 Darm, 14_1 hintere Venenanhänge des Nephridialsystems, 16 Herz, 17 Kiemenherz mit Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse), 18 Falte, welche die secundäre Leibeshöhle unvollständig in eine obere und in eine untere Abtheilung sondert, 19 Magen, 20 obere Abtheilung der Leibeshöhle (grösstentheils Gonadenhöhle), 21 Pigmentdrüse (Tintenbeutel), 22 Mündung des Eileiters in die Gonadenhöhle; *d* dorsal, *v* ventral, *a* vorn, *p* hinten.

die nämlichen morphologisch wichtigen Beziehungen, wie die secundäre Leibeshöhle der Decapoden. Es besteht nämlich jederseits aus drei zusammenmündenden Kanälen, von denen der eine sich in den Nierensack öffnet, der zweite um die Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang) herum sich zu einer flaschenförmigen Kapsel erweitert und der dritte zu der Geschlechtsdrüse verläuft, um sich in ihre Wand fortzusetzen. Insofern als bei den Octopoden sogar das Herz aus der zum „Wasserkanalsystem" reducirten secundären Leibeshöhle ausgeschlossen ist, geht diese Reduction hier unter allen Mollusken am weitesten, denn bei allen anderen Mollusken bleibt doch mindestens noch das Herz in einen Theil der secundären Leibeshöhle, in das Pericard, eingeschlossen.

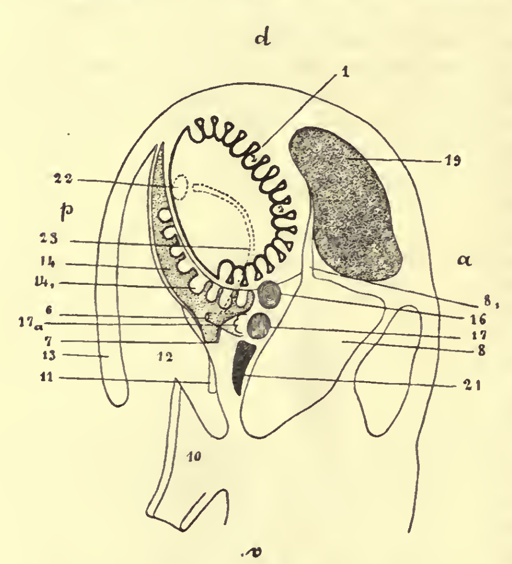


Fig. 559. Eledone moschata. Die Figur entspricht der Fig. 558 von **Sepia**, nach GROBBEN. 8_1 Ausführungsgang der Verdauungsdrüse, 17*a* Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang), 23 Wasserkanäle.

Bei den Lamellibranchiern und Gasteropoden erhält sich, abgesehen von der Geschlechtsdrüse, von der secundären Leibeshöhle nur noch das Pericard. Pericard und Gonaden sind aber vollständig von einander getrennt. Im Pericard liegt bei den Muscheln ausser dem Herzen noch ein Theil des dieses durchbohrenden Enddarmes, bei den Gasteropoden (abgesehen von denjenigen Diotocardiern, bei denen der Enddarm das Herz durchbohrt) nur das Herz. Selten (z. B. Phyllirhoë) liegt auch der Vorhof nicht mehr im Pericard.

Die Pericardialdrüse ist bei den Mollusken weit verbreitet. Sie ist eine drüsige Differenzirung der Endothelwand des Pericardes und ist vielleicht, wie schon erwähnt, neben der Niere excretorisch thätig. Sie kommt an sehr verschiedenen Stellen des Pericardes vor, ist aber, wie es scheint überall, von dem Blutgefässsystem, zu dem sie in nahe Beziehungen tritt, abgeschlossen. Secrete oder Excrete, die sie liefert, müssen in das Pericard gerathen und können von hier durch die Niere nach aussen entleert werden.

Unter den Prosobranchiern finden wir bei den Diotocardiern die Pericardialdrüse auf dem Vorhofe des Herzens, dessen Wand dendritisch verzweigte Ausstülpungen in die Pericardialhöhle hinein bildet, die vom Pericardialendothel überzogen werden. Wo bei Monotocardiern Pericardialdrüsen vorhanden sind, finden sie sich an der Wand des Pericardes selbst. Aehnliche Lappenbildungen finden sich unter den Opisthobranchiern bei Aplysia und Notarchus an der vorderen Aorta, die an der Pericardwand verläuft, bei Pleurobranchus und Pleurobranchaea an der unteren, bei Doriopsis und Phyllidia an der dorsalen Pericardwand. Die seitlichen Furchen des Pericardes

von Doris bilden Nischen, die selbst wieder zu Nebennischen ausgebuchtet sind. Diese Oberflächenvergrösserungen des Pericardialepithels sind ebenfalls als Pericardialdrüsen gedeutet worden.

Unter den Lamellibranchiern sind Pericardialdrüsen viel weiter verbreitet als unter den Gasteropoden, doch fehlen sie gerade den ursprünglichsten Formen (Nucula, Solenomya, Anomia). Die gewöhnlich rostroth gefärbte Drüse tritt in zwei Formen auf. Sie besteht entweder aus drüsigen Vorstülpungen der Endothelwand der Vorhöfe in die Pericardialhöhle hinein oder aus Drüsenschläuchen, die sich aus den vorderen Winkeln des Pericardes in den Mantel hinausstülpen (KEBER's Organ, rothbraunes Organ). Die erstere Form findet sich in besonders starker Entwickelung bei Mytilus, Lithodomus und Saxicava, verschieden stark entwickelt bei Dreissena, Unio, Anodonta, Venus, Cardium, Scrobicularia, Solen, Pholas, Teredo, mehr oder weniger rudimentär bei Pecten, Spondylus, Lima, Ostrea. Die zweite Form ist beobachtet bei Unio, Anodonta, Venus, Cardium, Scrobicularia, Solen, Pholas, Montacuta, Dreissensia. Ausserdem kommen Pericardialdrüsen ganz vereinzelt auch noch an anderen Stellen des Pericardes vor, so bei Meleagrina als vorspringende Krausen im hinteren Grunde des Pericardes, bei Chama an der Herzkammer etc.

Die Pericardialdrüse der Cephalopoden ist der sogenannte Kiemenherzanhang. Es ist dies ein vom Peritonealendothel überzogenes Anhangsgebilde der Kiemenherzen, welches in die Visceropericardialhöhle oder bei den Octopoden in einen flaschenförmig erweiterten Theil des (als Abschnitt der secundären Leibeshöhle erkannten) Wasserkanalsystems hineinragt. Bei Sepia ist dieser Anhang kegelförmig. Eine tiefe Spalte an seiner in die Visceropericardialhöhle vorragenden Oberfläche führt in ein reich verzweigtes Kanalsystem, dessen Drüsenepithel eine Fortsetzung des Peritonealepithels ist. Zwischen dieses Kanalsystem dringen vom Kiemenherzen her Bluträume hinein. Die Pericardialdrüse zeigt bei anderen Cephalopoden Variationen in Bau und Form, auf die hier nicht eingetreten werden kann. Nautilus besitzt 2 Paar Pericardialdrüsen, was wieder damit zusammenhängt, dass Nautilus mit 2 Paar Kiemen auch 2 Paar zuführende Gefässe und an den den Kiemenherzen entsprechenden Stellen eben auch 2 Paar Pericardialdrüsen besitzt.

XIX. Die Nephridien.

(Niere, BOJANUS' Organ.)

Die zur Excretion dienenden Organe sind durch den ganzen Stamm der Mollusken hindurch homolog.

Sie bestehen typisch aus zwei symmetrischen Säcken, welche sich einerseits durch die beiden äusseren Nierenöffnungen in die Mantelhöhle (also nach aussen) öffnen, andererseits durch zwei innere Nierenöffnungen (Nierentrichter, Wimpertrichter) mit dem Pericard (also der secundären Leibeshöhle) in Verbindung stehen. Die Nephridien liegen immer in der Nähe des Pericardes. Ihre Wand wird reich vascularisirt, ja es strömt ein grosser Theil des aus dem Körper zurückkehrenden venösen Blutes durch die Nierenwandungen, wo er die Excrete abgiebt, bevor er in die

Athmungsorgane eintritt. Die Nierenwandungen werden ausschliesslich vom venösen Blute durchströmt.

Die Nephridien erhalten sich paarig bei allen symmetrischen Mollusken und auch noch bei denjenigen Gasteropoden, welche paarige Kiemen und einen doppelten Vorhof des Herzens besitzen (Diotocardier).

Bei allen übrigen Gasteropoden erhält sich mit dem ursprünglich rechten (bei den Prosobranchiern links liegenden) Ctenidium und dem entsprechenden Herzvorhof nur eine (die entsprechende) Niere.

Nautilus, mit vier Kiemen und vier Vorhöfen des Herzens, hat vier Nieren, von denen aber nur zwei mit der Visceropericardialhöhle communiciren.

Aehnliche Beziehungen zwischen Nephridial- und Genitalsystem, wie bei den Würmern, existiren bei den Solenogastriden, wo die Nephridien als Ausführungsgänge der Geschlechtsproducte functioniren, welche letztere aus der Zwitterdrüse (Genitalkammer der secundären Leibeshöhle) in das Pericard übertreten.

Auch noch bei einigen Lamellibranchiern, Diotocardiern und den Scaphopoden existiren Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüsen und Nephridien, indem die Geschlechtsdrüsen in die Nephridien münden, so dass ein kürzerer oder längerer Abschnitt dieser letzteren nicht nur als Niere resp. Harnleiter, sondern auch als Ausführungsgang der Geschlechtsproducte functionirt. Bei allen übrigen Mollusken haben sich die Geschlechtswege vollständig von den Harnwegen emancipirt.

A) Amphineura. Die Nieren der Solenogastriden und Chitoniden sind sehr abweichend gebaut.

1) Bei den Solenogastriden entspringen aus dem Pericard 2 Kanäle, welche, den Enddarm umfassend, unter demselben mit einem gemeinsamen Endstück in die Kloake sich öffnen (Fig. 560). Diese Kanäle fungiren sicher als Leitungswege der Geschlechtsproducte. Ebenso sicher entsprechen sie morphologisch den Nieren der übrigen Mollusken,

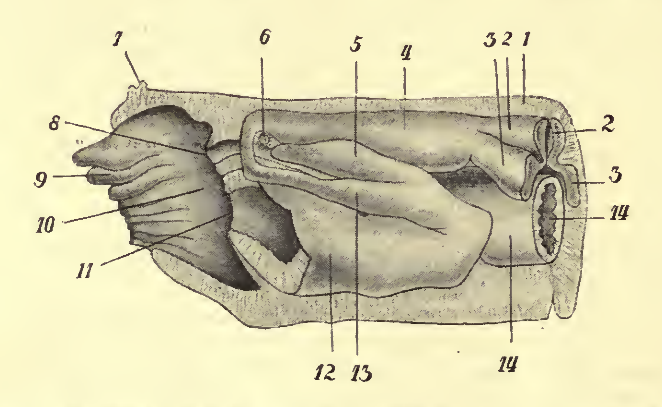


Fig. 560. **Paramenia impexa.** Hinteres Leibesende; von der rechten Seite ist das Integument wegpräparirt gedacht, ebenso ein Stück der Wandung des rechten Nephridiums, schematisch, nach Pruvot. 1 Integument, 2 Ovarialtheil der Zwitterdrüse, 3 Hodentheil der Zwitterdrüse, nahe der Stelle, wo letztere in das Pericard 4 einmündet, 5 Drüsenanhang des rechten Nephridiums, 6 dorsale Commissur der Pleurovisceralstränge, 7 als Sinnesknospe gedeutetes Organ, 8 Mündung des Enddarmes in die Kloake, 9 Kieme, 10 Kloake, 11 Mündung der Nephridien in die Kloake, 12 unterer Theil des Nephridiums, 13 oberer Theil des rechten Nephridiums, welcher oben in das Pericard mündet, 14 Enddarm.

wenn auch ihre excretorische Thätigkeit noch nicht nachgewiesen ist. Sie sind mit einem ausserordentlich hohen Epithel langer, fadenförmiger Drüsenzellen ausgekleidet.

Bei einigen Solenogastriden mündet in jeden Nephridialkanal eine Anhangsdrüse.

2) Bei den Chitoniden fungiren die stark entwickelten paarigen Nephridien ausschliesslich als Excretionsorgane.

Jedes Nephridium (Fig. 561) besteht aus einem weiten Kanal von lang Y-förmiger Gestalt. Die beiden genäherten Schenkel des Y sind nach hinten, der dritte nach vorn gerichtet. Beide Nieren-Y durchziehen in der Längsrichtung jederseits den Körper in seiner grössten Länge. Der eine der beiden genäherten Schenkel mündet im hinteren Theil der Mantelfurche nach aussen, der andere in das ebenfalls im hinteren Körpertheil gelegene Pericard. So sind äussere Oeffnung und Pericardöffnung der Niere einander genähert. Der dritte Schenkel ist ein vorn blind endigender Kanal. In alle drei Schenkel der Niere münden secundäre Läppchen und gelappte Kanälchen, die besonders am vorderen Schenkel zahlreich sind. Das bewimperte cubische Epithel der Niere ist in den Schenkeln, wie in den Lappen dasselbe. Nur am ausführenden Schenkel der Niere findet sich ein histologisch differenter Endabschnitt.

B) Gasteropoda.

1) Prosobranchia.

a) Diotocardia.

Unter allen Gasteropoden besitzt allein Fissurella einen symmetrischen Excretionsapparat in dem Sinne, dass zwei als Excretionsorgane fungirende Nephridien vorhanden sind, die rechts und links vom After in die Mantelhöhle ausmünden. Aber das linke Nephridium ist sehr

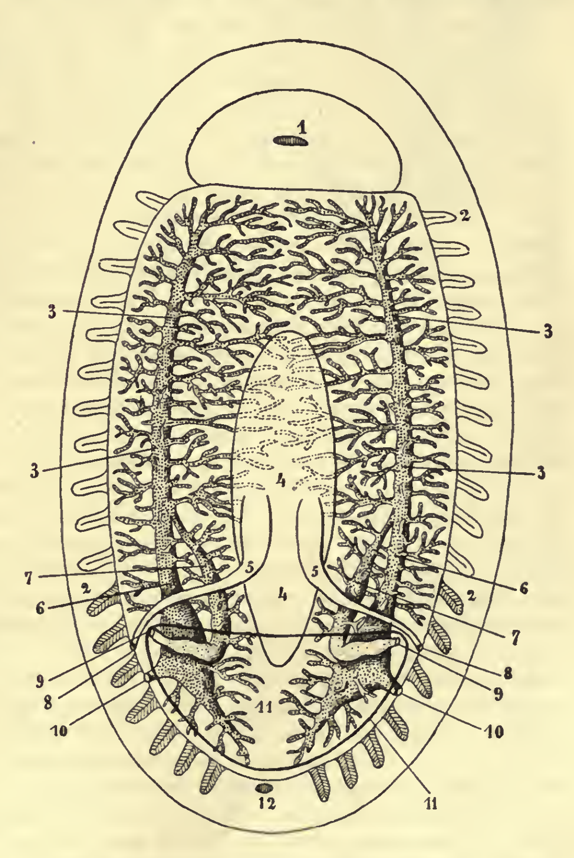


Fig. 561. Nephridial- und Genitalsystem von Chiton, schematisirt, von oben, nach Figuren und Angaben verschiedener Autoren combinirt. 1 Mund, 2 Kiemen, 3 nach vorn verlaufender unpaarer Schenkel des Nephridiums mit seinen seitlichen Verzweigungen, 4 Gonade, 5 Ausführungsgänge der Gonade, 6 zur äusseren Oeffnung (10) verlaufender Schenkel des Nephridiums, 7 zur Renopericardialöffnung (9) verlaufender Schenkel des Nephridiums, 8 Genitalöffnungen, 9 Renopericardialtrichter, 10 Nephridialöffnung, 11 Pericard nur durch eine Contourlinie angedeutet, 12 Anus.

reducirt und communicirt nicht mit dem Pericard, während die rechte, stark entwickelte Niere ihre Lappen überall in die Lücken zwischen den Leberlappen, dem Darme und den Geschlechtsorganen hineinschickt. Die Geschlechtsdrüse mündet nicht direct in die Mantelhöhle, sondern durch Vermittelung der rechten Niere.

Auch bei Haliotis, Turbo und Trochus sind noch beide Nephridien vorhanden. Aber das linke Nephridium hat seine excretorische Bedeutung fast ganz verloren, steht aber immer noch sowohl mit dem Pericard, als mit der Mantelhöhle in Communication. Es wird als Papillensack bezeichnet, da seine Wand in Form zahlreicher grosser Papillen in seinen Binnenraum vorspringt. Die Blutlacunen, welche von aussen in die Papillen eindringen, communiciren direct mit den Vorhöfen des Herzens, werden also von arteriellem Blut durchströmt. In diesen Lacunen der Papillen werden Krystalloide (Eiweisskrystalloide?) abgelagert. Man hat die Ansicht geäussert, dass dieser Papillensack dazu diene, Reservenahrungsstoffe (in Form der eben erwähnten Krystalloide) aufzuspeichern und bei Bedürfniss dem Blute zuzuführen.

Das rechte Nephridium ist ausschliesslich excretorisch thätig. Es ist in zwei hintereinander liegende Lappen mit weiter Communicationsöffnung getrennt, von denen der vordere unter dem Boden der Mantelhöhle liegt und diesen gegen die Mantelhöhle zu vorwulstet. Auf einem Theil seiner Wandung erhebt sich ein in die Höhle des Nephridialsackes vorragendes, von excretorischem Epithel überzogenes, schwammiges Maschennetz. Die Maschen werden durchsetzt von einem System eigenwandiger Gefässe. Fast alles venöse Körperblut durchströmt, bevor es zu den Kiemen gelangt, dieses in den Nierenwandungen entwickelte Gefässsystem. Das rechte Nephridium steht mit dem Pericard in keinerlei Verbindung.

Die Neritidae haben nur ein rechts vom Herzen gelegenes Nephridium, welches sich durch eine Spalte im Grunde der Mantelhöhle öffnet. Der Nierensack ist im Innern von Trabekeln durchsetzt, von denen viele von der einen Wand zur gegenüberliegenden ziehen. Er hat in Folge dessen ein schwammiges inneres Gefüge. Die Trabekeln sind gegen das Hohlraumsystem des Sackes vom Drüsenepithel ausgekleidet.

Patella (Fig. 562) hat noch beide Nepridien, und beide functioniren als Excretionsorgane. Die beiden äusseren Oeffnungen liegen zu beiden Seiten des Afters. Die rechte Niere ist aber viel grösser als die linke. Beide liegen auf der rechten Seite des Pericards, und beide communiciren mit ihm durch je eine renopericardiale Oeffnung. Die rechte Niere hat ein schwammiges inneres Gefüge, die linke hingegen besitzt einen einheitlichen Hohlraum, in welchen von der Wand Falten vorragen. Das Balkennetz der rechten Niere wird von einem gegen den Hohlraum der Niere vollständig abgeschlossenen, nicht eigenwandigen Lacunensystem durchzogen, welches das venöse Körperblut durchströmt, bevor es in die Kiemen eintritt. Das Lacunensystem der linken Niere hingegen steht mit dem Vorhof des Herzens in directer Verbindung.

Auch bei Haliotis und Patella gelangen die Geschlechtsproducte, wie bei Fissurella, aus den Keimdrüsen in die rechte Niere und von da durch die rechte Nierenöffnung nach aussen.

b) Monotocardia. Die Monotocardia haben nur ein einziges, als Excretionsorgan fungirendes Nephridium. Es liegt als eine Tasche unmittelbar hinter der Mantelhöhle auf der rechten Seite des Pericards, unmittelbar unter der Haut. Meist befindet es sich auf der linken Seite des Enddarmes. Seltener (Cassidaria, Tritoniidae) wird die Niere vom

Rectum durchbohrt, oder es verläuft das Rectum unter der Niere nach vorn. Immer aber finden wir die spaltförmige Mantelöffnung der Niere auf der linken Seite des Enddarmes, ganz im Grunde der Mantelhöhle. Diese Lage der Niere und besonders ihrer äusseren Oeffnung hat zu der Annahme geführt, dass die Niere der Monotocardier der linken Niere der Diotocardier entspreche, eine Ansicht, die um so plausibler erscheint, als bei einzelnen Monotocardiern (z. B. Dolium) eine als Afterniere bezeichnete Drüse vorkommt, welche rechts neben dem After mündet und der rechten Niere der Diotocardier entsprechen dürfte.

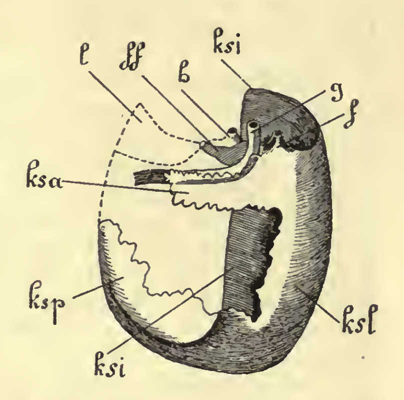


Fig. 562. Schematische Darstellung der beiden Nephridien von Patella, nach LANKESTER. *ksa* Vorderer, oberer Lappen der grossen rechten Niere *ksl*, *ksi* unterer subvisceraler Lappen derselben, *ksp* hinterer Lappen derselben, *ff* subanaler Tractus des grossen rechten Nephridiums, *g* Analpapille mit dem zu ihr verlaufenden Rectum, *h* Papille mit Oeffnung des linken nicht gezeichneten Nephridiums, *f* idem des rechten, *l* Pericard, durch eine punktirte Contourlinie angedeutet, rechts die renopericardiale Oeffnung des rechten Nephridiums, die des linken ist nicht dargestellt.

Die Niere steht überall durch einen Kanal (Renopericardialkanal) mit dem Herzbeutel in Verbindung.

Auf den seitlichen Wänden des Nierensackes erheben sich in das Innere vorspringende, vom Drüsenepithel der Niere ausgekleidete Lamellen oder Trabekeln. Diese sind besonders bei Süsswasserprosobranchiern (mit Ausnahme von Cyclostoma und Valvata) stark entwickelt, durchsetzen die ganze Niere und verleihen ihr ein schwammiges Gefüge. Ueberall durchströmt das venöse Körperblut, sei es in besonderen Gefässen, sei es in Lacunen, den Drüsentheil der Niere, bevor es zu den Kiemen geht. Aber eine offene Communication mit der Nierenhöhle kommt nirgends vor.

Bei den Taenioglossa Proboscidifera zerfällt die Niere in zwei Lappen von gleicher Structur. Bei Natica, Cypraea bekommen die beiden Lappen schon eine verschiedene Structur, und innerhalb der Stenoglossa accentuirt sich diese Verschiedenheit immer mehr in einer hier nicht näher zu besprechenden Weise.

Paludina und Valvata sind dadurch ausgezeichnet, dass die Niere nicht im hinteren Grunde der Mantelhöhle ausmündet, sondern sich vielmehr in einen am Mantel nach vorn verlaufenden Harnleiter (Ureter) fortsetzt, dessen Oeffnung am Mantelrande liegt.

Gegenüber der oben mitgetheilten Auffassung, dass die einzige Niere der Monotocardier der linken Niere der Diotocardier entspreche, ist in neuester Zeit mit Geschick eine ganz andere Auffassung vertreten worden. Es wird darauf aufmerksam gemacht, dass die linke Niere bei den Diotocardiern immer die kleinere ist, dass sie bei Patella auf die rechte Seite des Pericards gerückt ist, dass sie bei Haliotis, Turbo und Trochus nicht excretorisch thätig ist (Papillensack). Bei Haliotis, Turbo, Trochus und Patella steht das in der Wand der linken Niere entwickelte Lacunensystem direct mit den Vorhöfen in Communication.

Nun existirt bei den meisten Monotocardiern ein differenter Abschnitt der Niere, welcher als Nephridialdrüse bezeichnet worden ist. Er besteht aus dem an das Pericard angrenzenden Theil der Niere und stellt ein Organ dar, an dem zwei Haupttheile zu unterscheiden sind: 1) Kanäle, die mit wimpernden Epithelzellen ausgekleidet sind und die in die Niere ausmünden. Sie stellen also nur Ausstülpungen der Nierenwand dar, welche in das Organ eindringen; ihr Epithel ist eine Fortsetzung des Nierenepithels. 2) Zwischen diesen Kanälen ist das Organ angefüllt von Bindegewebszellen und Muskeln und enthält Blutlacunen, besonders eine grosse, welche direct mit dem Vorhof in Verbindung steht. Dieser letztere Theil des Organes spielt vielleicht die Rolle einer Blutdrüse.

Vergleicht man nun die Nephridialdrüse mit der linken, bei Patella auf die rechte Seite des Pericards gerückten Niere der Diotocardier, so ergiebt sich eine auffallende Uebereinstimmung in den Beziehungen zum Vorhof. Man würde sich bloss vorzustellen haben, dass die Scheidewand zwischen den beiden Nieren von Patella verschwunden sei, und dass die linke Niere ihre äussere Oeffnung verloren habe, um das Verhalten der Niere der Monotocardier zu erhalten. Es würde also die Niere der Monotocardier den beiden Nieren der Diotocardier entsprechen, speciell die Nephridialdrüse dem linken, der übrige Theil der Niere dem rechten Nephridium, die einzige Nierenöffnung der rechten Nierenöffnung der Diotocardier.

Bei Ampullaria würde sich ein Zwischenstadium finden, indem dort die linke (hintere) Niere ihre Mantelöffnung verloren hat, dagegen durch einen Gang mit der rechten Niere in Verbindung steht, die sich ihrerseits in die Mantelhöhle öffnet.

Diese zweite, eben vorgetragene Auffassung trägt der Thatsache keine Rechnung, dass bei den Monotocardiern die Mantelöffnung der Niere, welche der Oeffnung der rechten Diotocardierniere entsprechen soll, auf der linken Seite des Enddarmes liegt. Ferner ist es noch nicht erwiesen, dass die hintere Niere von Ampullaria der linken, die vordere der rechten Diotocardierniere entspricht. Es kann sich hier auch um 2 Abtheilungen einer und derselben Niere handeln. Schliesslich sehen wir, dass die rechte grössere Niere von Patella auf der rechten, die linke kleinere (auf die rechte Seite des Pericards gerückte) auf der linken Seite des Enddarmes resp. Afters in die Mantelhöhle mündet.

Die Entwickelungsgeschichte wird entscheiden, ob eine der beiden vorgetragenen Auffassungen und welche die richtige ist.

2) Pulmonata (Fig. 563). Die Pulmonaten haben nur eine Niere. Sie liegt im Grunde der Mantelhöhle im Mantel zwischen Rectum und Pericard. Der Nierensack weist den sogenannten parenchymatösen Typus auf, indem das excretorische Epithel von der Wand in zahlreichen Falten oder Lamellen so in die Höhle vorspringt, dass kaum noch ein centraler Raum frei bleibt. Immer communicirt die Niere durch einen wimpernden Kanal (Nierentrichter, Nierenspritze) mit dem Pericard. Die Lagerungsverhältnisse der Niere und die Morphologie des Harnleiters sind schon früher (p. 647) erörtert worden.

3) Opisthobranchiata. Tectibranchiata. Nur eine Niere ist vorhanden in der zu erwartenden Lage auf der rechten Körperseite zwischen Pericard vorn und Enddarm hinten. Sie gehört dem parenchymatösen Typus an und besitzt einen bewimperten Verbindungskanal mit dem Pericard. Sie mündet an der Kiemenbasis vor dem After aus.

Bei den Pteropoden ist die zartwandige Niere nicht parenchymatös, sondern ein einfacher, hohler, mit Epithel ausgekleideter Sack, und lässt die Communication mit dem Pericard, dem sie anliegt, nirgends vermissen.

Fig. 563.

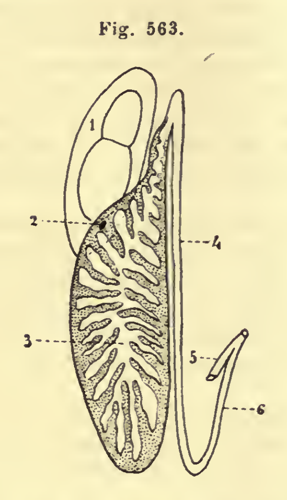


Fig. 564.



Fig. 563. Nephridium und Pericard von Daudebardia rufa, von oben, schematisch, nach Plate. 1 Pericard, 2 Renopericardialöffnung (Nierentrichter), 3 Nephridium, 4 primärer Harnleiter, 5 Rectum, 6 secundärer Harnleiter.

Fig. 564. Nephridium von Bornella, nach Hancock. 1 Niere, 2 Verbindungsstück zur Renopericardialöffnung (pyriform vesicle, Nierenspritze), 3 Stück der Pericardwand, 4 Harnleiter, 5 Nephridialöffnung.

Nudibranchiata (Fig. 564). Die Formverhältnisse der Niere der Nudibranchiata sind auffallend verschieden von denen der Tectibranchiata. Die unpaare Niere hat hier einige Aehnlichkeit mit der paarigen der Chitoniden. Sie stellt einen ziemlich weiten, die Körperhöhle in grösserer oder geringerer Ausdehnung durchziehenden Schlauch (Nierenkammer) dar, in welchen von allen Seiten Verästelungen einmünden. Der Schlauch steht einerseits durch einen kürzeren oder längeren Gang (Nierenspritze, pyriform vesicle) mit dem Pericard in Verbindung, andererseits mündet er durch einen Harnleiter an der Basis der Analpapille oder in deren Nähe nach aussen.

Von Pleurobranchaea, einem Tectibranchiaten, von dem sich die Nudibranchiaten vielleicht herleiten lassen, wird angegeben, dass sie eine Nudibranchiatenniere besitze.

Bei Phyllirhoë fehlen die Verästelungen der Urinkammer, die als ein einfacher, medianer Schlauch vom Pericard nach hinten zieht. Vorn steht sie durch einen Trichter mit dem Pericard, ungefähr in der Mitte seiner Länge durch einen seitlichen Harnleiter mit der Aussenwelt in Verbindung.

C) Scaphopoda (Fig. 546). Dentalium besitzt eine paarige und symmetrische Niere, die zu beiden Seiten des Enddarmes liegt. Jedes

Nephridium besteht aus einem mit kurzen Divertikeln besetzten Sack. Die beiden Nephridien stehen über dem After durch einen Verbindungsschlauch miteinander in Communication und öffnen sich durch zwei zu Seiten des Afters gelegene Oeffnungen in die Mantelhöhle. Das Vorhandensein von renopericardialen Oeffnungen wird von allen Beobachtern bestritten, und es wären die Scaphopoden die einzige Molluskengruppe, bei welchen solche Oeffnungen gänzlich fehlen. Von grosser Bedeutung ist, abgesehen von der Symmetrie der Niere, die Thatsache, dass die Geschlechtsproducte aus der Geschlechtsdrüse (durch Platzen der zwischen beiden Organen liegenden Wand?, durch eine Oeffnung?) in die rechte Niere und erst von da durch die rechte Nierenöffnung nach aussen, d. h. in die Mantelhöhle gelangen.

Es sei hier noch erwähnt, dass jederseits neben dem After, zwischen diesem und den Nierenöffnungen ein Porus vorkommt, der Wasserporus, dessen Bedeutung noch nicht sicher ermittelt ist. Wenn diese Poren wirklich ins blutführende Lacunensystem des Körpers hineinführen, was früher behauptet wurde und auch neuerdings wieder als möglich hingestellt wird, so wäre dies der einzige Fall einer möglichen directen Wasseraufnahme in das Blut.

D) Lamellibranchiata. Das Nephridium (Bojanus' Organ) ist immer paarig und symmetrisch und liegt unter dem Pericard, vor dem hinteren Schliessmuskel. Jedes Nephridium stellt einen Schlauch oder Sack dar, welcher einerseits durch einen Nierentrichter in das Pericard, andererseits durch eine äussere Oeffnung in die Mantelhöhle mündet. Diese Communication der Niere mit der Mantelhöhle erfolgt immer über das Cerebrovisceralconnectiv hinweg.

Die niedersten Lamellibranchier (Protobranchier: Nucula, Leda, Solenomya) zeichnen sich in doppelter Weise aus. Erstens ist jedes Nephridium ein einfacher Schlauch, mit freiem, nicht von Trabekeln oder Lamellen durchsetztem Hohlraum. Dieser Schlauch besteht aus zwei hinten in einem Winkel zusammenstossenden und ineinander übergehenden Schenkeln, von denen der eine an seinem vorderen Ende durch den Nierentrichter in das Pericard, der andere an seinem vorderen Ende in die Mantelhöhle mündet. Zweitens ist mit Rücksicht auf das Verhalten der Solenogastriden, niederer Prosobranchier (Fissurella, Haliotis, Patella) und der Scaphopoden die Thatsache wichtig, dass die paarige Geschlechtsdrüse nicht direct nach aussen, sondern in die Niere mündet, und zwar in der Nähe ihres Pericardialtrichters.

Auch noch bei anderen Lamellibranchiern existiren Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüse und Niere. So mündet die Geschlechtsdrüse der Pectinidae und Anomiidae ebenfalls in die Niere, aber nahe ihrer äusseren Mündung. Bei Arca, Ostrea, Cyclas und Montacuta mündet jederseits die Niere und die Geschlechtsdrüse noch in den Grund einer gemeinsamen Grube (Urogenitalkloake), und bei allen anderen Muscheln existiren getrennte äussere Nephridial- und Geschlechtsöffnungen.

Der einfache Bau der Protobranchiatenniere complicirt sich bei den übrigen Lamellibranchiern nach folgenden Richtungen hin:

1) Der nach aussen mündende Schenkel jedes Nierenschlauches wird zu einem äusseren Hohlraum (Vorhöhle, Aussensack), ohne excretorisches Epithel, welcher den Pericardialschenkel der Niere von aussen umfasst (Fig. 565). Dieser letztere ist allein als excretorischer Nierensack entwickelt. Von seiner Wand ragen von Drüsenepithel überzogene Falten oder Trabekel in seinen Hohlraum vor, welche ihm ein parenchymatöses oder

schwammiges Gefüge verleihen. Der Nierensack steht mit dem Pericard durch einen kürzeren oder längeren Nierentrichter in Communication.

2) Die beiden Nierensäcke treten mit einander in der Medianebene des Körpers in offene Communication. Am weitesten ist diese Communication bei den am meisten specialisirten Muscheln (Pholadacea, Myacea, Anatinacea, Septibranchia).

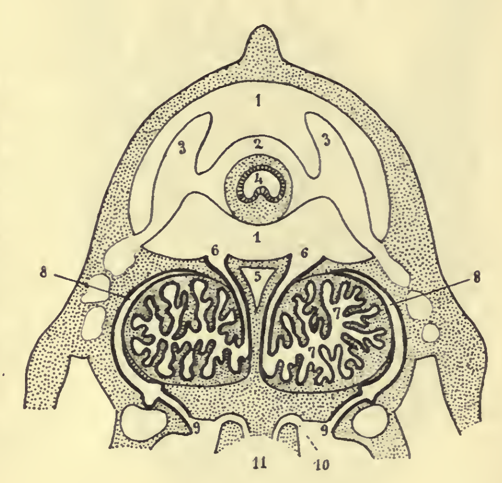


Fig. 565. **Querschnitt durch den Rumpf von Anodonta, zur Demonstration von Pericard, Herz und Niere. Die Zeichnung ist nach Abbildungen von Griesbach combinirt und schematisirt. Nicht alle Theile, welche dargestellt sind, kommen auf einem und demselben Querschnitt vor. 1 Pericard, 2 Herzkammer, 3 Vorhöfe, 4 Enddarm, 5 venöser Sinus, 6 Renopericardialöffnung (Trichter), 7 Nierensack, Nierenhöhle, 8 Vorhöhle, welche bei 9 durch die Nephridialöffnung in die Mantelhöhle mündet, 10 Genitalöffnung, 11 Fussbasis.**

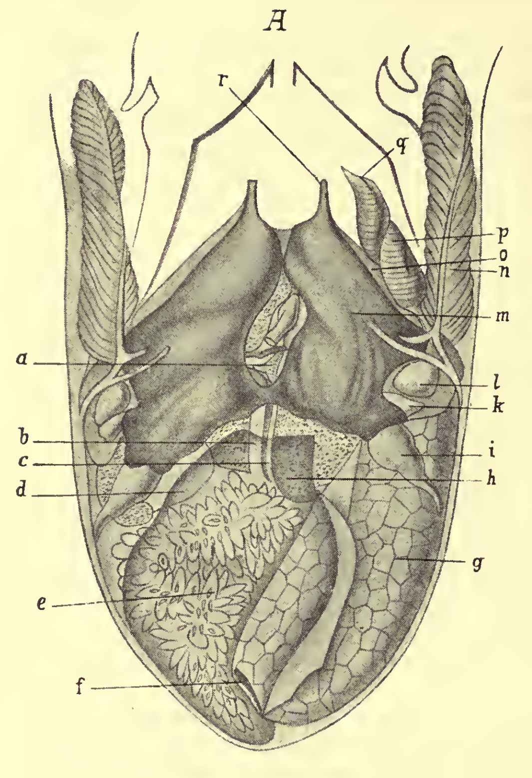
Bei Anomia, wo alles asymmetrisch ist, sind auch die beiden (nicht mit einander communicirenden) Nieren asymmetrisch.

Die Nieren werden von venösem Blut durchströmt, welches zu den Kiemen geht. Die zuführenden Gefässe der Nieren scheinen eigenwandig, die abführenden Kanäle lacunär zu sein. Nirgends besteht eine offene Communication zwischen Blutgefässsystem und Niere.

E) Cephalopoda (Fig. 566 und 567). (Man vergleiche das über die Leibeshöhle und das venöse Blutgefässsystem Gesagte.) Die Cephalopoden haben zwei (Dibranchiata) oder vier (Tetrabranchiata) symmetrische, im hinteren und oberen Theil des Eingeweidesackes gelegene, geräumige Nierensäcke, die in typischer Weise einerseits communiciren mit der secundären Leibeshöhle und andererseits mit der Aussenwelt (Mantelhöhle). Von den zwei Paar Nieren von Nautilus besitzt jedoch nur ein Paar die Leibeshöhletrichter.

An der vorderen Wand der Harnsäcke verlaufen die grossen, zum Herzen zurückkehrenden Körpervenen. Diese Venen stülpen sich gegen die Höhlung der Harnsäcke zu den schon früher erwähnten Venenanhängen aus. Das diese Anhänge überziehende Harnsackepithel ist wohl vorzugsweise der Sitz der Excretion. Die Excrete werden in den Harnsack abgeschieden (dessen Wand sonst überall glatt ist) und von da durch den kürzeren oder längeren Harnleiter nach aussen, d. h. in die Mantelhöhle entleert. Die Nierenöffnungen finden sich an der medianen Seite der Kiemenbasis und sind bei Nautilus, den Oegopsiden, Sepioteuthis unter den Myopsiden einfache, schlitzförmige Oeffnungen, bei den übrigen Myopsiden und Octopoden aber an das Ende frei in die Mantelhöhle vorragender Nierenpapillen verlagert.

Die beiden Nierensäcke der Octopoden sind vollständig von einander getrennt. Nahe der Stelle, wo jeder Nierensack sich in den Harnleiter



fortsetzt, liegt der Nierentrichter, d. h. jene der Renopericardialöffnung der übrigen Mollusken entsprechende Communication, welche hier in die auf das „Wassergefässsystem" reducirte secundäre Leibeshöhle führt.

Bei den Decapoden stehen die beiden Nierensäcke miteinander in der Medianebene in offener Communication. Solche Communicationen giebt es bei Sepia zwei, eine obere und eine untere. Die untere Communicationsbrücke ist zu einem grossen Sacke ausgebuchtet, welcher an der Vorderseite der paarigen Nierensäcke bis gegen die obere Spitze des Eingeweidesackes emporsteigt (vergl. Fig. 558). In der Scheidewand zwischen unpaarem vorderen und paarigen hinteren Nierensäcken verlaufen die zum Herzen zurückkehrenden Körpervenen,

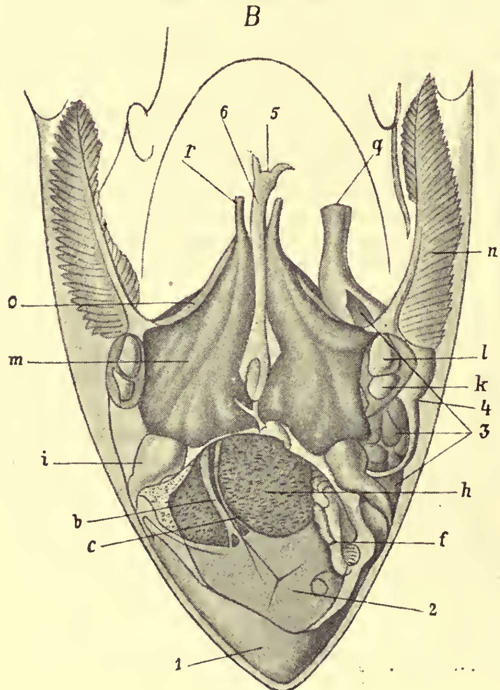


Fig. 566. Nierensäcke, Leibeshöhle, Geschlechtsorgane etc. von Sepia. ***A*** Weibchen. ***B*** Männchen. Der Eingeweidesack ist von hinten gesehen, der Mantel, die Leibeswand, der Tintenbeutel, bei ***A*** auch der Enddarm und die Nidamentaldrüsen entfernt, nach GROBBEN. *a* Herz, *b* Genitalvene, *c* Genitalarterie, *d* Magen, *e* weiblicher Keimkörper, *f* Mündung des Oviductes in die Eierstockshöhle, *g* Oviduct, *h* unpaarer vorderer Nierensack, *i* Abdominalvene, *k* Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse), *l* Kiemenherz, *m* paariger hinterer Nierensack, *n* Kieme, *o* Kanäle der Leibeshöhle, welche zur Niere führen, *p* Eileiterdrüse, *q* weibliche Geschlechtsöffnung, *r* Nierenöffnungen. In ***B*** 1 Hode, 2 (die Verweislinie ist etwas zu weit geführt) Mündung des männlichen Keimkörpers in die Gonadenhöhle (Genitalkapsel), *f* Mündung des Samenleiters in die männliche Gonadenhöhle, 3 Abschnitt der Leibeshöhle (Bauchfelltasche), welcher das Vas deferens enthält, 5 After, 6 Rectum, *q* männliche Geschlechtsöffnung.

die sich hier nicht nur nach hinten, d. h. in den Hohlraum der beiden paarigen Nierensäcke, sondern auch nach vorn, in den Hohlraum des unpaaren Verbindungssackes, zur Bildung der Venenanhänge ausstülpen können. Nahe der Stelle, wo jeder Nierensack sich in den Harnleiter fortsetzt, entspringt aus ihm der renopericardiale Verbindungsgang, welcher sich in den das Herz enthaltenden, dem Pericard der übrigen Mollusken entsprechenden Abschnitt der secundären Leibeshöhle öffnet.

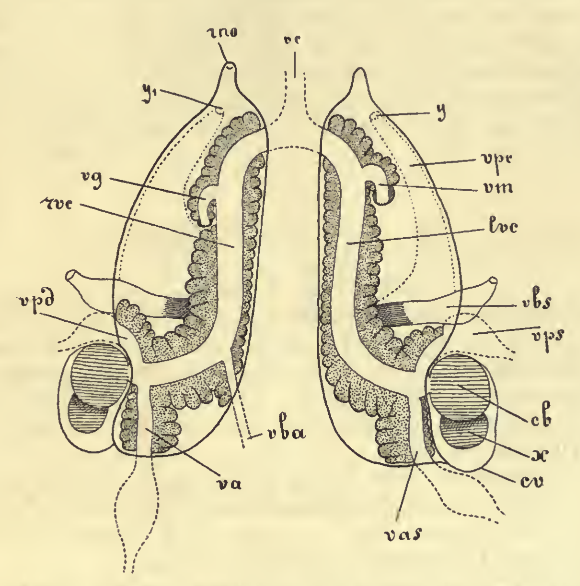


Fig. 567. **Schematische Darstellung des paarigen hinteren Nierensackes von Sepia officinalis und der an seiner vorderen Wand verlaufenden Venen mit den „Venenanhängen", von hinten, nach Vigelius. *vc* Vena cava, *rno* rechte Nephridialöffnung, y_1 linke Renopericardialöffnung, die Contouren der Leibeshöhle sind durch eine punktirte Linie angedeutet, *vg* Vena genitalis, *rvc* rechter Ast der Vena cava, *vpd* rechte Mantelvene, *va* rechte Vena abdominalis, *vba* Vene des Tintenbeutels, *vas* linke Vena abdominalis, *cv* Abschnitt der secundären Leibeshöhle (Kiemenherzkapsel), welcher das Kiemenherz *cb* und den Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse) *x* umgiebt, *vps* linke Mantelvene, *vbs* linke Mantelvene, *lvc* linker Ast der Vena cava cephalica, *vm* linke Vena genitalis, *vpc* secundäre Leibeshöhle (Visceropericardialsack), *y* linke Renopericardialöffnung (Nierentrichter).**

Die Gestalt der Nierensäcke wird z. Th. wenigstens bedingt durch die Gestalt und Lage der angrenzenden Eingeweide, durch den Reifezustand der Geschlechtsorgane, durch die verschiedene Gestalt dieser Organe im männlichen und weiblichen Geschlecht. Alle Eingeweide, welche von aussen gegen die Nierenwand drücken und dieselbe in verschiedener Weise gegen ihren Hohlraum zu einbuchten, sind selbstverständlich an diesen Stellen vom Epithel der Nierensäcke überzogen. Dasselbe gilt von jenen Organen, welche, wie der Magen, der Magenblindsack, die Ausführungsgänge der Verdauungsdrüsen bei Decapoden (Sepia), scheinbar im Innern der geräumigen Nierensäcke liegen. Sie liegen in Wirklichkeit ausserhalb der Nierensäcke, sind nur in sie hineingehängt, ähnlich wie der Darm eines Ringelwurmes, z. B. in Wirklichkeit ausserhalb der Leibeshöhle, von dieser durch das Peritonealendothel vollständig abgeschlossen, liegt.

Es wurde oben erwähnt, dass von den zwei Paar Nierensäcken von Nautilus nur das eine Paar, nämlich das obere, renopericardiale Oeffnungen besitzt.

Diese Thatsache liess sich für die Ansicht verwerthen, dass die zwei Paar Nierensäcke durch Theilung aus einem einzigen, demjenigen der Dibranchiaten entsprechenden Paare hervorgegangen seien. In Verfolgung dieses Gedankens wurden auch das untere Kiemenpaar, das untere Paar Vorhöfe u. s. w. als neue Erwerbungen betrachtet. Da auch die Verhältnisse bei Chiton, wo trotz der zahlreichen Kiemenpaare nur zwei Vorhöfe des Herzens vorhanden sind und wo keine Beziehungen zwischen der Zahl der Schalenplatten und der Zahl der Kiemenpaare u. s. w. vorhanden sind, nicht verwerthet werden können, so steht die mehrfach geäusserte Ansicht von einer ursprünglichen Metamerie des Molluskenkörpers auf schwachen Füssen.

XX. Geschlechtsorgane.

A) Allgemeines.

Wir werden bei der Darstellung der Geschlechtsorgane der Mollusken zu betrachten haben: 1) die Gonaden oder Keimdrüsen, d. h. jenen wichtigsten Theil, in welchem die Fortpflanzungszellen (Eier und Spermatozoen) gebildet werden; 2) die Leitungswege, durch welche die Fortpflanzungszellen nach aussen befördert werden, und 3) die Begattungsorgane.

1) Die Gonaden oder Keimdrüsen sind schon im Abschnitt XVIII als vollständig oder unvollständig abgegliederte Theile der secundären Leibeshöhle erkannt und in ihren Beziehungen zu den übrigen Abschnitten dieser Leibeshöhle dargestellt worden.

Die Gonaden sind paarig und symmetrisch (in einem Paar vorhanden) bei den Lamellibranchiern und Solenogastres. Bei allen übrigen Mollusken sind sie unpaar und in der Einzahl vorhanden. In sehr seltenen Fällen (bei einigen nachher zu erwähnenden hermaphroditischen Lamellibranchiern) finden sich 2 Paar Gonaden, nämlich ein Paar weibliche und ein Paar männliche.

Getrennt geschlechtlich sind unter den Amphineuren die Chitoniden und Chaetoderma, zahlreiche Lamellibranchier, die Scaphopoden, unter den Gasteropoden die Prosobranchier (mit Ausnahme einiger Marseniaden und von Valvata) und sämmtliche Cephalopoden. Hermaphroditisch sind unter den Amphineuren Proneomenia, Neomenia und Verwandte, viele Lamellibranchier, unter den Gasteropoden die Pulmonaten, Opisthobranchier und die Prosobranchiatenfamilie der Marseniaden.

Beim hermaphroditischen Zustand gilt als Regel, dass eine und dieselbe Keimdrüse, die Zwitterdrüse, sowohl Eier als Spermatozoen erzeugt.

Ausnahmsweise finden sich in einem und demselben Individuum gesonderte männliche und weibliche Gonaden (Hoden und Ovarien). Das ist, wie schon erwähnt, bei gewissen Muscheln der Fall, nämlich bei den Anatinaceen und Septibranchiern, welche 2 Hoden und 2 Eierstöcke besitzen.

Lage der Gonaden. Die langgestreckte, röhrenförmige, durch eine mediane Scheidewand getheilte Zwitterdrüse der Solenogastres

liegt in der vorderen Verlängerung des Pericards über dem Darm. In ganz ähnlicher Lage, aber nicht in offener Communication mit dem Pericard, findet sich die Gonade der Chitoniden. Bei den Gasteropoden findet sich die Gonade im Eingeweidesack, und zwar mit Vorliebe im obersten Theil desselben, zwischen den Lappen der Verdauungsdrüse. Wo der Eingeweidesack verstreicht, zieht sich die Gonade mit dem Darm und der Verdauungsdrüse in die über dem Fusse liegende primäre Leibeshöhle zurück. In ähnlicher Lage wie bei den Gasteropoden treffen wir die Scaphopoden-Gonade im dorsalwärts hoch ausgezogenen Eingeweidesack über dem After und über den Nieren. Dasselbe gilt für die Cephalopoden. In typischer Lage liegen die paarigen, vielfach gelappten Geschlechtsdrüsen der Muscheln in der primären Leibeshöhle über dem musculösen Theil des Fusses, zwischen den Darmwindungen, hinter der „Leber" oder noch zwischen ihre Lappen eindringend und sich wohl auch zu Seiten und unter der Niere ausbreitend.

Das die Gonaden auskleidende Epithel ist morphologisch Endothel der secundären Leibeshöhle. Die Fortpflanzungszellen können entweder überall aus dem Gonadenepithel entstehen oder sie entstehen nur (Cephalopoden) an bestimmten, als Keimepithel oder Keimlager zu bezeichnenden Bezirken des Gonadenepithels. So mag es dann den Anschein haben, als ob die Keimdrüse in oder an einem besonderen Sacke liege, während dieser Sack in Wirklichkeit selbst die Gonade ist und die Keimdrüse nur das massig entwickelte Keimlager der Gonade.

Die reifen Fortpflanzungszellen lösen sich von ihrer Bildungsstätte ab und fallen in den Hohlraum der Gonaden, d. h. in einen Theil der secundären Leibeshöhle. Von hier aus werden sie in verschiedener Weise nach aussen geleitet.

2) Leitungswege. Die Gonaden haben entweder ihre besonderen Ausführungsgänge (Chitoniden, Monotocardier, Pulmonata, Opisthobranchiata, Cephalopoda, viele Lamellibranchier), oder sie benutzen die Nephridien als Leitungswege. Im letzteren Falle gelangen die Geschlechtsproducte entweder direct in die Niere und von da durch die Nierenöffnung nach aussen (viele Diotocardier, die Scaphopoden, manche Lamellibranchier), oder sie gelangen zuerst in das Pericard und aus diesem durch die Nephridien nach aussen (Solenogastres). In dem Falle, wo die Gonaden in die Niere münden, kann ihre Einmündungsstelle in sehr verschiedenen Bezirken dieser letzteren liegen. Die Gonade mündet bald in den proximalen (durch den Nierentrichter mit dem Pericard communicirenden), meist zum Nierensack erweiterten Theil des Nephridiums, bald in den distalen, nach aussen mündenden Theil (Harnleiter), bald in eine wenig tiefe Urogenitalkloake.

Man kann folgende Reihe aufstellen:

a) Die Gonade mündet in das Pericard (Solenogastres).
b) Die Gonade mündet in den proximalen oder Pericardtheil der Niere.
c) Die Gonade mündet in den distalen ober Harnleitertheil der Niere.
d) Die Gonade mündet in eine Urogenitalkloake.
e) Die Gonade mündet gesondert von der Niere nach aussen.

Wo paarige Gonaden vorhanden sind, sind die Leitungswege paarig (Solenogastres, Lamellibranchier). Wo eine einzige unpaare Gonade vorhanden ist, kommt a) ein einziger Ausführungsgang vor, oder wird

ein einziger Leitungsweg (Niere) benutzt (Gasteropoden, Scaphopoden, Cephalopoden etc.); dieser Leitungsweg ist dann immer asymmetrisch und meist rechtsseitig. b) Ein paariger Leitungsweg bei unpaarer Keimdrüse findet sich bei den Chitonen und vielen Cephalopoden.

Wo die Geschlechtsdrüsen mit besonderen Ausführungsgängen nach aussen münden, können sich an diesen verschiedene Abschnitte, Anhangstaschen, accessorische Drüsen, Begattungsapparate etc. differenziren, welche vornehmlich bei den Pulmonaten, Opisthobranchiern und Cephalopoden die Leitungswege zu einem complicirten Apparate gestalten. Im männlichen Geschlecht wird die Complication vorwiegend bedingt durch das Auftreten von Begattungsorganen, von Drüsen, welche die Kapseln von Spermatophoren bilden, von Samenblasen etc.; im weiblichen Geschlecht durch das Auftreten von Eiweissdrüsen, Schalendrüsen, Receptacula seminis, einer Vagina etc. Da bei hermaphroditischen Mollusken beide Reihen von Complicationen an einem und demselben Geschlechtsapparat zugleich auftreten, so resultirt daraus die höchste Complication dieses Apparates bei den (hermaphroditischen) Pulmonaten und Opisthobranchiern.

3) Begattungsorgane fehlen bei zahlreichen Mollusken, so bei den Amphineuren (siehe weiter unten), fast allen Diotocardiern, den Scaphopoden und allen Lamellibranchiern. Sie sind vorhanden bei den Monotocardiern, den Pulmonata, Opisthobranchiata und Cephalopoda. Bei den Gasteropoden handelt es sich um in der Nackengegend, auf der rechten Seite, liegende männliche Apparate, die bald aus einem frei vorragenden, musculösen Penis bestehen, bald ein aus der Geschlechtsöffnung vorstreckbares oder vorstülpbares Organ darstellen. Bei den Cephalopoden ist es ein bestimmter, in besonderer, bisweilen sehr auffälliger Weise, modificirter (hectocotylisirter) Arm des Männchens, welcher bei der Copulation eine mehr oder weniger wichtige Rolle spielt.

B) Specielles.

a) Gonaden. 1) Amphineuren. Die langgestreckte Zwitterdrüse von Proneomenia und Verwandten haben wir als paarig bezeichnet. Sie ist in der That durch eine mediane, in vielfachen Falten verlaufende Scheidewand mehr oder weniger deutlich in zwei seitliche Röhren getheilt. Im unteren, dem Darme anliegenden Theil einer jeden Röhre entstehen aus dem Keimepithel die Spermatozoen, im oberen die Eier. Hinten trennen sich diese beiden Röhren auf eine kürzere oder längere Strecke, um als paarige, gesonderte Kanäle in das Vorderende des Pericards zu münden.

Die männliche oder weibliche Gonade der Chitoniden liegt als ein unpaarer, langer Sack auf der Rückenseite des Darmes vor und z. Th. noch unter dem Pericard. Beim Ovarium ragen von der Epithelwand zahlreiche birnförmige Schläuche (Fig. 568) in die Ovarialhöhle vor. Ein jeder solcher Schlauch stellt ein gestieltes Follikel mit von den Follikelzellen umgebener Eizelle dar. Es finden sich solche Follikel in allen Grössen und Entwickelungsstadien. Jedes Ei ist anfangs eine einfache Ovarialepithelzelle, die sich durch besondere Grösse von den benachbarten Epithelzellen unterscheidet. Indem sie wächst und immer dotterreicher wird, senkt sie sich unter das Ovarialepithel in die Tiefe, stülpt dasselbe zu gleicher Zeit gegen die Ovarialhöhle vor und bildet so ein junges Follikel. Auch die Wandung des sackförmigen Hodens erhebt sich in seinen Binnen-

raum hinein in Form zahlreicher Falten, an denen das Epithel mehrschichtig wird und die Mutterzellen der Spermatozoen liefert.

Dass die Gonade von Chiton zwei Ausführungsgänge hat, lässt vermuthen, dass sie selbst ursprünglich paarig war. Die beiden Ausführungsgänge, d. h. die beiden Samenleiter beim Männchen und die beiden Eileiter beim Weibchen, münden jederseits in die Mantelfurche, etwas vor der Nierenöffnung (Fig. 561).

2) Gasteropoda. Die Gonaden der Prosobranchier bieten geringes vergleichend-anatomisches Interesse. Bei den Pulmonata und Opisthobranchiata ist die Keimdrüse eine Zwitterdrüse, in welcher Spermatozoen und Eier gleichzeitig erzeugt werden. Die Zwitterdrüse der Pulmonaten ist ein vielfach gelapptes oder aus zahlreichen zusammenmündenden Divertikeln bestehendes Organ, in welcher, überall durcheinander vermengt, Spermatozoen und Eier entstehen, die in früheren oder späteren Bildungsstadien sich von der Wand loslösen und dann frei in der Gonadenhöhle liegen. Auch die ansehnliche, in ihren gröberen Formverhältnissen sehr variable Zwitterdrüse der Tectibranchiata verhält sich ganz ähnlich. Sie liegt im hinteren Körpertheil an der Verdauungsdrüse, zwischen deren Lappen sie eindringen kann, und weist selbst mehr oder minder deutliche Lappen auf, die wieder aus Lappen zweiter Ordnung, Bläschen oder Acini bestehen. In allen Acini werden gleichzeitig Spermatozoen und Eier gebildet. Nur bei Pleurobranchaea und Verwandten finden sich Verhältnisse, welche dadurch an die gleich zu besprechenden Verhältnisse der Nudibranchiaten erinnern, dass die Stellen, wo die Spermatozoen, und diejenigen, wo die Eier entstehen, in der Zwitterdrüse localisirt sind. Die Acini zerfallen nämlich in männliche und weibliche, indem die einen nur Spermatozoen, die anderen nur Eier liefern. Das scheint auch bei einzelnen Nudibranchiern (Amphorinia, Capellinia) der Fall zu sein. Bei der grossen Mehrzahl der Nudibranchier aber kommt eine räumliche Sonderung der männlichen und weiblichen Keimbezirke dadurch zu Stande, dass die Endacini nur Eier erzeugen, aber gruppenweise in Lappen der Zwitterdrüse einmünden, in denen nur Spermatozoen erzeugt werden. Aus allen Lappen entspringen Ausführungsgänge, die, sich miteinander vereinigend, schliesslich den Zwittergang bilden. Die Zwitterdrüse stellt so ein im grösseren hinteren Theil der primären Leibeshöhle ansehnlich ausgebreitetes Organ dar, welches, wo eine compacte Verdauungsdrüse vorhanden ist, diese überzieht. Phyllirhoë

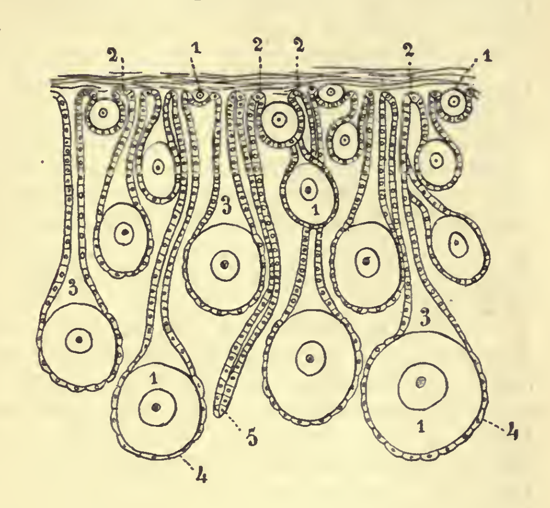


Fig. 568. Schnitt durch die Wand des Ovariums von Chiton, nach Haller, schematisirt. 1 Eier auf verschiedenen Entwickelungsstadien, 2 Keimepithel, 3 Eisäcke, Eischläuche, 4 Follikelepithel, 5 vom Ei verlassener Eischlauch.

hat 2—6 (meistens 3) gesonderte, kugelige Acini, deren lange und dünne Ausführungsgänge sich zu einem Zwitterdrüsengang vereinigen (Fig. 576).

Die Zwitterdrüse der Pteropoda (Tectibranchia natantia) liegt immer im oberen (dorsalen) Theil des Eingeweidesackes und ist bald ein traubiges, bald ein aus zusammenmündenden Röhrenfollikeln oder zuzammengedrückten, dicht aneinander liegenden Fächern bestehendes Organ. Immer entstehen die Eier in dem peripheren Theil der Acini, Röhren oder Fächer, während die Spermatozoen in dem centralen, dem Ausführungsgang zugekehrten Theile sich bilden. Beide Abschnitte sind meist von einander durch eine Membran geschieden, welche die Eier durchbrechen müssen, um in den Zwittergang zu gelangen. Die Pteropoden scheinen übrigens protandrisch hermaphroditisch zu sein, d. h. es werden zuerst die Spermatozoen und erst nachher die Eier gebildet, ein Verhalten, welches auch bei vielen anderen hermaphroditischen Mollusken beobachtet wurde.

3) Die Gonade (Hode, Ovarium) der Scaphopoden ist ein geräumiger, mit seitlichen Divertikeln versehener, langgestreckter Sack, welcher über dem After der Hinterseite des Körpers (Eingeweidesack) entlang in die Höhe steigt. In der Abtheilung der Solenopoden (Siphonodentalium etc.) erstreckt sich ein grosser Theil der Gonade in den Mantel hinein. Bei jungen Thieren ist die Gonade allseitig geschlossen, beim erwachsenen Thiere scheint ihre Wand mit der Wand der rechten Niere zu verschmelzen und in der so entstandenen Scheidewand durch Durchbruch eine Communication zwischen Gonade und rechtem Nephridium aufzutreten.

4) Die Gonade der Lamellibranchier stellt jederseits eine in der primären Leibeshöhle liegende, die übrigen Eingeweide umgebende und z. Th. zwischen sie eindringende Masse dar, welche aus reich verzweigten Schläuchen oder Lappen besteht. In einigen Fällen (Anomiidae, Mytilidae) erstreckt sich die Gonade jederseits in den Mantel hinein. In anderen (Axinus, Montacuta) buchtet sie die Leibeswand gegen die Mantelhöhle vor, in der Weise, dass verästelte Auswüchse vom Körper in die Mantelhöhle vorragen, welche in ihrem Innern die Gonadenschläuche enthalten.

Die meisten Lamellibranchier sind getrennt-geschlechtlich. Was den Hermaphroditismus der Muscheln anbetrifft, so giebt es 1) ganze hermaphroditische Gruppen: die am meisten specialisirten Muscheln, die Anatinaceen und Septibranchier, sind hermaphroditisch. 2) Es giebt Familien mit einzelnen hermaphroditischen Gattungen: Cyclas, Pisidium, Entovalva. 3) Es giebt Gattungen mit einzelnen hermaphroditischen Arten: gewisse Arten der Gattungen Ostrea, Pecten, Cardium. 4) Gewisse sonst getrenntgeschlechtliche Arten sind gelegentlich hermaphroditisch: Anodonta. Der Hermaphroditismus scheint immer in dem Sinne incomplet zu sein, dass Spermatozoen und Eier nicht gleichzeitig zur Reife gelangen.

Bei den Anatinaceen und Septibranchiern existirt jederseits eine männliche und eine von ihr vollständig getrennte weibliche Gonade. Bei allen übrigen hermaphroditischen Muscheln hingegen ist die jederseitige Geschlechtsdrüse eine Zwitterdrüse.

5) Die Cephalopoden sind durchgängig getrennt-geschlechtlich. Dass ihre Gonadensäcke einen Theil der secundären Leibeshöhle darstellen, mit der sie in offener Communication stehen, wurde schon erörtert.

Es findet sich immer eine einzige unpaare Gonade, welche überall im obersten Theile des Eingeweidesackes liegt. Sie stellt einen verschieden gestalteten Sack dar (eine Bauchfelltasche oder eine Genital-

kapsel), welcher allseitig von einem häufig in grosser Ausdehnung wimpernden Epithel ausgekleidet ist, das nichts anderes als Peritonealepithel der secundären Leibeshöhle ist. Aber nicht an der ganzen Wand des Gonadensackes liefert dieses Peritonealepithel das Keimlager, sondern nur an der vorderen der Schale zugekehrten Seite. Hier bildet das Keimlager das, was man als Eierstock oder Hode im engeren Sinne bezeichnet, und man sagt dann, dass der Eierstock oder der Hode in eine Bauchfelltasche, oder in eine Ovarialkapsel, oder in eine Hodenkapsel eingeschlossen sei, oder in sie vorspringe oder hineinhänge. In Wirklichkeit aber ist der ganze Apparat eine Gonade, in welcher die Bildungsstätte der Fortpflanzungszellen auf die vordere Wand localisirt ist.

So erklärt es sich, dass Hode und Ovarium scheinbar nicht eigene Ausführungsgänge besitzen, sondern vielmehr ihre Geschlechtsproducte zuerst in die Hoden- resp. Ovarialkapsel entleeren, von wo sie durch die Ausführungsgänge dieser letzteren (Eileiter, Samenleiter) nach aussen, d. h. in die Mantelhöhle entleert werden. Da aber in Wirklichkeit die ganze Gonadentasche der Geschlechtsdrüse einer Schnecke oder einer Muschel entspricht, so fallen die Fortpflanzungsproducte auch nur in die Höhle dieser Geschlechtsdrüse (Hoden-, Ovarialkapsel) und werden von da durch Eileiter oder Samenleiter nach aussen entleert, welche vollständig den Ei- und Samenleitern der Gasteropoden, Lamellibranchier und Chitoniden entsprechen.

Es existirt aber noch eine andere Communication der Gonadenhöhle mit der Aussenwelt, denn es steht ja bei den Cephalopoden die Gonadenhöhle mit dem übrigen Theil der secundären Leibeshöhle in offener Communication, mag derselbe als Visceropericardialhöhle geräumig (Decapoden) oder als Wasserkanalsystem sehr eingeengt sein (Octopoden). Dieser andere Theil der Leibeshöhle steht aber seinerseits durch die Nephridien mit der Mantelhöhle in Verbindung.

Einmal communicirt somit die Gonadenhöhle durch die Eileiter resp. Samenleiter direct mit der Mantelhöhle, ein andermal indirect durch Vermittelung 1) der Visceropericardialhöhle oder des Wasserkanalsystems, und 2) der Nephridien. Dieser zweite Communicationsweg wird jedoch nie zur Entleerung der Geschlechtsproducte benutzt.

Das weibliche Keimlager, Ovariallager (Eierstock im engeren Sinne) findet sich immer an der vorderen Wand der Gonade und zeigt sehr verschiedene Bauverhältnisse (Fig. 569). Wir können immer 1) die Eier und 2) die eiertragende Gonadenwand unterscheiden. Die Eier sind gestielt und ragen von der eiertragenden Wand in den Hohlraum der Gonade (in die Höhle der Ovarialkapsel) vor. Bei den grössten und ältesten Eiern ist das Ei von einem Follikelepithel umgeben und dieses selbst wieder von dem allgemeinen Epithel der Gonadenwand, welches auch die Stiele überzieht. Jedes Ei hat einen besonderen Stiel. Die jüngsten Eier ragen wie Höcker an der eiertragenden Wand vor, sie werden gestielt, indem sie wachsen, aus der eiertragenden Wand hervorquellen und mit ihr durch einen Strang in Verbindung bleiben. (Es herrschen also ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Chiton.) Sind die Eier reif, so fallen sie unter Platzen der Follikel in die Gonadenhöhle und gelangen von da durch die Eileiter nach aussen.

Bei Nautilus (Fig. 569 A) und Eledone ist die ganze Gonadenwand mit Ausnahme der hinteren Fläche eiertragend und mit einfach gestielten Eiern besetzt. Auch bei Argonauta (Fig. 569 B) und Tremoctopus ist die ganze Ovarialkapsel mit Ausnahme der hinteren Wand eiertragend, aber

die eiertragende Fläche springt (zum Zwecke der Oberflächenvergrösserung) in Form zahlreicher ziemlich verzweigter Bäumchen in die Gonadenhöhle vor. An den Stämmen, Aesten und Zweigen sitzen die einfach gestielten Eier. Bei Parasira (Tremoctopus) catenulata ist ein centraler Hof von über 20 grösseren Eierbäumchen von einem Kranze kleinerer Bäumchen umgeben. Bei Octopus erhebt sich auf der vorderen Wand der Gonade ein einziger, aber überaus reich verzweigter Eierbaum (C). Bei Sepia, Sepiola, Rossia wölbt sich die eiertragende Fläche in Form eines Wulstes auf der vorderen Gonadenwand vor. Dieser Wulst wird bei Loligo zu einer vorspringenden, schmalen Falte, deren freier Rand sich in Filamente fortsetzt, die allseitig mit einfach gestielten Eiern besetzt sind. Bei den Oegopsiden (Ommastrephes [Fig. 569 D], Onychoteuthis, Thysanoteuthis) bleibt der Eierträger nur noch an seinem unteren und oberen Ende an der Gonadenwand suspendirt und durchzieht im übrigen als ein allseitig freier, allseitig mit gestielten Eiern besetzter, spindelförmiger Körper die Gonadenhöhle.

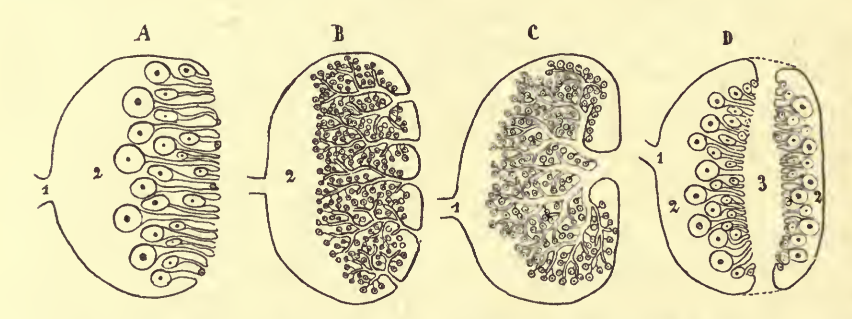


Fig. 569. *A—D* **Vier Schemata weiblicher Gonaden von Cephalopoden.** *A* **Typus Nautilus.** *B* **Typus Argonauta.** *C* **Typus Octopus.** *D* **Typus Ommastrephes.** 1 Mündung des Eileiters in die Gonade, 2 Gonadenhöhle (ein Abschnitt der secundären Leibeshöhle), 3 Eierträger.

Bei Octopus und Eledone stehen alle Eier in einem und demselben Ovarium auf dem nämlichen Reifestadium.

Eigenthümlich ist eine Umbildung des Follikelepithels bei den der Reife nahen Ovarialeiern der Cephalopoden. Dasselbe erfährt nämlich eine ausserordentliche Oberflächenvergrösserung, die dadurch zum Ausdruck kommt, dass es in Form zahlreicher, bald netzförmig verbundener, bald neben einander in der Längsrichtung des Eies verlaufender Falten tief in den Eidotter des von ihm umschlossenen Eies vordringt. Vielleicht steht diese Einrichtung mit der Ernährung des Eies in Zusammenhang.

D a s m ä n n l i c h e K e i m l a g e r (Keimkörper, Hode im engeren Sinne) stellt ein verschieden gestaltetes (oft kugeliges oder eiförmiges), compactes Organ dar, welches gewöhnlich frei in der Gonadenhöhle liegt, an deren vorderer Wand durch ein dünnes Ligament (Mesorchium), in welchem die Genitalarterie verläuft, aufgehängt. Der Keimkörper ist überall von Epithel überzogen, welches sich über das Mesorchium hinweg in das Epithel der Gonadenwand (Endothel der Hodenkapsel) fortsetzt. An der vom Mesorchium abgewandten Oberfläche des Keimkörpers liegt eine trichterförmige Vertiefung (Fig. 570 A), gegen welche von allen Seiten die den männlichen Keimkörper bildenden röhrenförmigen Hodenkanäle convergiren, um in sie auszumünden. In den Hodenkanälen, zwischen

denen nur spärliches Bindegewebe vorkommt, entstehen die Spermatozoen und werden darauf durch die gemeinsame Vertiefung, in welche die Hodenkanäle münden, in die Gonadenhöhle befördert und von da durch den Samenleiter nach aussen. Die Hodenkanäle besitzen ursprünglich ein mehrschichtiges Keimepithel, welches die Spermatozoen liefert und welches an der gemeinsamen Mündung in das äussere Epithel des männlichen Keimkörpers, somit in das Epithel des Gonadensackes übergeht.

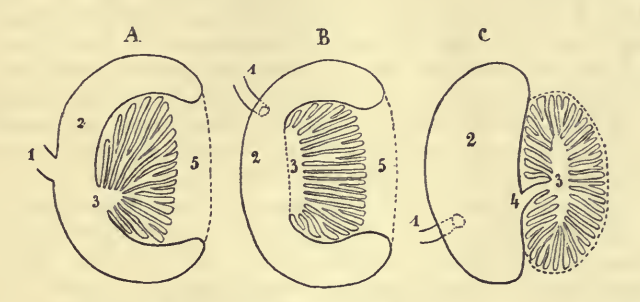


Fig. 570. *A*, *B*, *C* **Drei Schemata männlicher Gonaden von Cephalopoden.** *A* **Gewöhnlicher Typus.** *B* **Loligo.** *C* **Sepia.** 1 Samenleiter, 2 Gonadenhöhle, 3 gemeinsamer Raum, in welchen die Hodenkanälchen münden und welcher sich selbst wieder in die Gonadenhöhle öffnet, bei Sepia *C* durch Vermittelung eines Kanales 4, 5 Aufhängeband des männlichen Keimkörpers an der vorderen Gonadenwand.

Diese Schilderung gilt für den männlichen Keimkörper der meisten Cephalopoden. Loligo (B) weicht insofern ab, als die trichterförmige Oeffnung, in welche alle Hodenkanälchen einmünden, ersetzt ist durch eine Längsfurche, in welche, von allen Seiten her convergirend, die Hodenkanälchen ausmünden. Bei Sepia (C) findet sich kein Aufhängeband des Keimkörpers, sondern letzterer liegt unmittelbar vor der vorderen Wand der Gonade, also nicht in der Gonadenhöhle suspendirt, sondern ausserhalb dieser Höhle. Der Keimkörper besitzt hier einen centralen Gang, in welchen die von allen Seiten convergirenden, d. h. mit Bezug auf den Gang radiär gestellten Samenkanälchen einmünden. Dieser Gang öffnet sich selbst wieder durch einen Ausführungskanal (Fig. 570 C, 4) in die Gonadenhöhle, aus welcher der Samenleiter die Spermatozoen nach aussen leitet.

Die Spermatozoen der Mollusken haben die so weit verbreitete Stecknadelform. Bei zahlreichen Prosobranchierarten kommen bei einem und demselben Individuum zwei verschiedene Formen von Spermatozoen vor, die als haarförmige und wurmförmige bezeichnet worden sind. Man hat diese Erscheinung bald im Sinne eines sich entwickelnden Hermaphroditismus, bald im Sinne eines verloren gegangenen Hermaphroditismus deuten wollen, wobei die wurmförmigen Spermatozoen im ersteren Falle als beginnende Eier, im letzteren Falle als Rudimente von Eiern betrachtet wurden. Doch fehlt durchaus eine sichere Grundlage für solche Ansichten.

Was die Frage anbetrifft, ob bei den Mollusken der hermaphroditische oder der getrennt-geschlechtliche Zustand der ursprüngliche sei, so ist die Wahrscheinlichkeit für die letztere Alternative grösser. Von den 5 Klassen der Mollusken sind zwei durchwegs getrenntgeschlechtlich: die Scaphopoden und Cephalopden. Unter den Amphineuren

sind die Chitoniden, die wir im Anschluss an neuere Forscher für weniger specialisirt als die Solenogastren halten, getrennt-geschlechtlich. Unter den Lamellibranchiaten herrscht bei den mit Recht als ursprünglich geltenden Protobranchiern (wenn wir ganz davon absehen, dass überhaupt die meisten Muscheln getrennt-geschlechtlich sind) Trennung der Geschlechter. Unter den Gasteropoden sind die Prosobranchier getrennt-geschlechtlich, speciell auch die Diotocardier, die mit Recht allgemein als die niedersten und am wenigsten specialisirten Schnecken gelten.

b) Die Leitungswege. Auf den Modus der Ausleitung der Geschlechtsproducte, welcher bei den Amphineuren, Scaphopoden, Lamellibranchiern besteht, brauchen wir nicht zurückzukommen, da die betreffenden wichtigen Verhältnisse schon im allgemeinen Theil dieses Kapitels, z. Th. auch schon im Kapitel „Nephridialsystem" besprochen worden sind. Wir haben es hier somit nur mit den z. Th. sehr complicirten Leitungswegen der Gasteropoden und Cephalopoden zu thun.

1) Gasteropoda. Eine Suggestion von allgemeinerem morphologischen Interesse möge zuerst Platz finden. Wir haben gesehen, dass bei gewissen Diotocardiern: Haliotis, Fissurella und bei Patella die Geschlechtsproducte durch die rechte Niere entleert werden. Wir haben ferner bemerkt, dass die Ansichten darüber getheilt sind, ob die einzige Niere der Monotocardier der linken oder der rechten Niere der Diotocardier oder beiden zusammen entspricht. Wenn die Ansicht, dass die Niere der Monotocardier der linken Niere der Diotocardier entspricht, richtig ist, so drängt sich von selbst die suggestive Frage auf, ob sich die rechte Niere der Diotocardier (durch welche bei Haliotis, Fissurella, Patella, auch bei Turbo (?), Trochus (?) die Geschlechtsproducte entleert werden) bei Monotocardiern nicht in irgend einer Weise erhalten habe. Ferner die weitere Frage, ob es nicht die bei den Monotocardiern auf der rechten Seite des Enddarmes oder Afters liegende Genitalöffnung ist, welche der rechtsseitigen Nierenöffnung der Diotocardier entspricht, wobei die Niere sich nur als Leitungsweg der Geschlechtsproducte erhalten hätte. Bei den Pulmonaten und Opisthobranchiern ist die Geschlechtsöffnung aus der Mantelhöhle hinausgerückt und hat sich, wohl in Zusammenhang mit der Ausbildung der Begattungsapparate, weit nach vorn an die rechte Seite des Nackens verschoben. Sie ist in Folge dessen bei weiteren Lageveränderungen des Pallealcomplexes, ja des ganzen Eingeweidesackes, nicht nothwendigerweise betheiligt, und wir würden verstehen, weshalb bei Daudebardia und Testacella die gemeinsame Geschlechtsöffnung, bei Onchidium die männliche Geschlechtsöffnung weit vorn auf der rechten Körperseite liegt, obgleich der Pallealcomplex ganz nach hinten verlagert ist.

Auch bei Opisthobranchiern liegt die einfache oder (secundär) doppelte Geschlechtsöffnung rechtsseitig am Körper vor dem After, ja vor der Niere. Diese Lage würde sich, wie uns scheint, nur unter der Voraussetzung einer Zurückverschiebung des Pallealcomplexes erklären lassen, an welcher die vom Pallealcomplex emancipirte Geschlechtsöffnung sich nicht betheiligte und so vor die zurückverlagerte After- und Nierenöffnung zu liegen kam.

Monotocardier. Gegenüber den Diotocardiern, denen Begattungsorgane (mit Ausnahme der Neritidae) fehlen, zeichnen sich die Monotocardier im männlichen Geschlecht durch den Besitz eines Begattungs-

organes oder Penis aus. Dieser Penis findet sich nicht an der Stelle, wo ursprünglich die Geschlechtsöffnung liegt, nämlich nicht in der Mantelhöhle. Hier könnte er nicht functioniren. Er findet sich in der That in freier Lage auf der rechten Seite des Kopfes oder Nackens (Fig. 454) als ein dehnbarer, frei vorragender, oft ansehnliche Dimensionen erreichender musculöser Anhang. Trotzdem verharrt die männliche Geschlechtsöffnung bei sehr vielen, vielleicht den meisten Monotocardiern an der ursprünglichen Stelle in der Mantelhöhle rechts neben dem Rectum. Von dieser Oeffnung an aber zieht dann eine wimpernde Furche am Boden der Athemhöhle und auf der rechten Seite des Nackens nach vorn gegen die Basis des Penis, um sich an diesem ebenfalls als eine tiefe Furche bis an seine Spitze fortzusetzen. In dieser Furche wird der Samen von der Geschlechtsöffnung zum Penis geleitet. In einigen Fällen aber schliesst sich die Samenrinne zu einem Kanal, und dann wird der Penis zu einem hohlen Rohr, in welches der Samenleiter einmündet. Dann ist die äussere Geschlechtsöffnung von ihrer ursprünglichen Stelle weit nach vorn verlagert. Der aus dem Hoden entspringende Samenleiter verläuft meist unter Bildung von Windungen der Spindelseite der Schale entlang. Besondere Anhangsorgane fehlen dem Vas deferens, höchstens dass es in seinem Verlaufe sich zu einer sogenannten Samenblase erweitert.

Im weiblichen Geschlecht verbleibt die Genitalöffnung in der Mantelhöhle, wo sie rechts neben dem Enddarm hinter dem After liegt. Der Leitungsweg bleibt im Allgemeinen ziemlich einfach, er weist gewöhnlich folgende aufeinanderfolgende Abschnitte auf: 1) einen aus dem Ovarium entspringenden Eileiter (Oviduct), der sich in seinem Verlaufe zu einem oder mehreren Samenbehältern (Receptacula seminis) ausbuchten kann. Der Eileiter setzt sich in einen erweiterten Abschnitt mit dicker, drüsiger Wand fort, den Uterus, in welchem die Eier mit Eiweiss ausgestattet werden und ihre Schale bekommen. Der Uterus mündet durch Vermittelung einer kurzen, musculösen Scheide (Vagina) an der weiblichen Geschlechtsöffnung nach aussen. Bei Paludina kommt eine gesonderte, in den Eileiter mündende Eiweissdrüse vor.

Bei den zwitterigen Prosobranchiern (Valvata, einige Marseniaden: Marsenina, Onchidiopsis) ist eine Zwitterdrüse vorhanden. Aus dieser Zwitterdrüse entspringt entweder ein Zwittergang, der sich dann in ein Vas deferens und in einen Oviduct spaltet, oder es sind Vas deferens und Oviduct von Anfang an getrennt. Das Vas deferens verläuft, so wie im männlichen Geschlecht der getrennt-geschlechtlichen Prosobranchier, zum Penis, der Oviduct zu der weiblichen Geschlechtsöffnung. Beide Leitungswege weisen grössere Complicationen (Anhangsdrüsen etc.) auf, als bei den übrigen Prosobranchiern.

Opisthobranchiata und Pulmonata. Die Leitungswege gestalten sich hier ausserordentlich complicirt, sowohl durch Gliederung in aufeinander folgende Abschnitte, als durch Ausbildung von verschiedenen Anhangsorganen.

Wir wollen die Darstellung, die sich nur auf die wichtigsten Punkte erstrecken kann, beginnen mit einem bei den Cephalaspiden unter den Tectibranchien verbreiteten Typus.

I. Die Zwitterdrüse hat einen einzigen, ungetheilten Ausführungsgang, welcher durch eine einzige Geschlechtsöffnung nach aussen mündet. Aus dieser Oeffnung treten die befruchteten Eier direct nach aussen, während die Spermatozoen von dieser Oeffnung in einer

wimpernden, in der Mantelhöhle verlaufenden Samenfurche zu dem in geringerer oder grösserer Entfernung vor der Geschlechtsöffnung weit vorn in der Nähe des rechten Tentakels befindlichen Penis befördert werden.

Denken wir uns den Hoden eines männlichen Monotocardiers zu einer Zwitterdrüse umgewandelt, das Vas deferens zu einem Zwittergang, so würde im Wesentlichen der eben skizzirte Zustand hergestellt sein.

Als Beleg für diesen Zustand wählen wir Gasteropteron (Fig. 571). Andere Cephalaspiden (Doridium, Philine, Scaphander, Bulla) und sämmtliche Pteropoda verhalten sich ganz ähnlich.

Aus der im hinteren Körpertheil zwischen den Leberlappen liegenden Zwitterdrüse entspringt ein Zwittergang, welcher nach längerem, gewundenem Verlauf in einen kurzen, sehr stark erweiterten Endabschnitt einmündet, der als Uterus oder Geschlechtskloake bezeichnet wird. Diese Geschlechtskloake mündet vor der Kiemenbasis durch die Geschlechtsöffnung nach aussen. In die Kloake münden: 1) der gemeinsame Ausführungsgang von zwei Drüsen, von denen die eine als Eiweissdrüse die Eier mit Eiweiss versorgt, während die andere, die Nidamental- oder Schalendrüse, die äussere schützende Hülle der Eier liefert; 2) der Ausführungsgang einer kugligen Blase (Receptaculum seminis, SWAMMERDAM's Blase), welche bei der Begattung die Spermatozoen aufnimmt. Von der ungefähr in der Mitte der Körperlänge rechtsseitig liegenden Geschlechtsöffnung setzt sich die Samenrinne nach vorn zum Penis fort. Dieser letztere ist in eine besondere Scheide eingeschlossen, aus welcher er vorgestreckt und in welche er durch einen Rückziehmuskel zurückgezogen werden kann. In den Penis mündet eine als Prostata bezeichnete Drüse. Der Penis liegt rechts vorn am Körper an der Grenze von Kopf und Fuss. Seine Scheide liegt im Ruhezustande in der Kopfhöhle neben der Buccalmasse.

Die ausserordentlich complicirten Verhältnisse des Leitungsapparates von Aplysia und Acera sind von den hier besprochenen nicht wesentlich verschieden. Der Zwittergang macht, in der Gegend der Eiweissdrüse angelangt, eine auf sich selbst zurücklaufende Schlinge, deren beide Schenkel

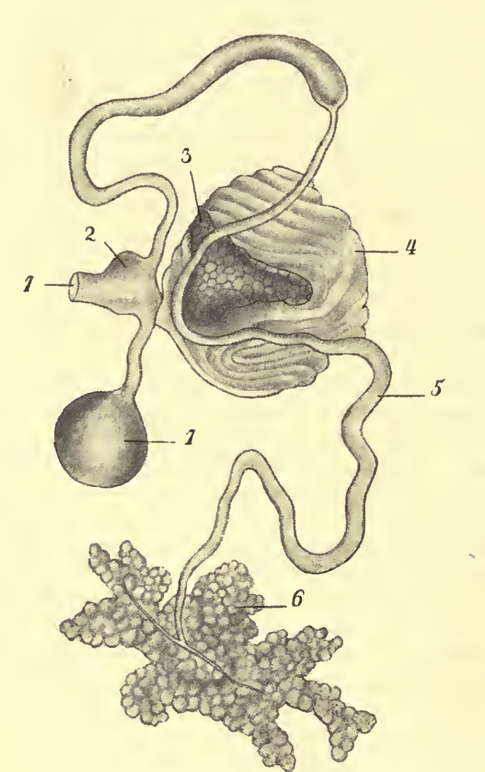


Fig. 571. Geschlechtsorgane von Gasteropteron Meckelii, nach VAYSSIÈRE. Samenfurche und Penis sind nicht gezeichnet. 1 Gemeinsame Geschlechtsöffnung, 2 Geschlechtskloake, 3 Eiweissdrüse, 4 Nidamentaldrüse, 5 Zwittergang, 6 Zwitterdrüse.

in spiraligen Windungen die Eiweissdrüse umfassen. Der Penis ist ohne Prostata.

II. Typus. Aus der Zwitterdrüse entspringt ein Zwittergang, der sich aber bald in zwei Gänge theilt: 1) in das Vas deferens oder den Samenleiter und 2) in den Oviduct oder den Eileiter. Das Vas deferens geht zum männlichen Begattungsapparat, der Oviduct zur weiblichen Geschlechtsöffnung. Die männliche Oeffnung mit dem Penis liegt vor der weiblichen, von dieser gesondert, beide auf der rechten Seite, die männliche weit vorn am Kopf oder Nacken.

Diesen zweiten Typus könnte man sich aus dem ersten so entstanden denken, dass nicht nur der gemeinsame Ausführungsgang der Zwitterdrüse sich in einen männlichen und in einen weiblichen Kanal theilte, sondern sich auch in Fortsetzung des männlichen Kanales die Samenfurche zu einem Kanale schloss.

Wie der Zwittergang beim II. Typus in einen männlichen und in einen weiblichen getheilt ist, so sind auch die Anhangsgebilde so vertheilt, dass die männlichen in das Vas deferens, die weiblichen in den Oviduct münden.

Zu diesem zweiten Typus gehören unter den Pulmonaten die Basommatophoren, ferner einzelne Daudebardiaarten (D. Saulcyi, hier liegen die beiden Oeffnungen dicht nebeneinander), die Onchidien und Vaginuliden. Bei diesen beiden letzteren Gruppen ist die weibliche Geschlechtsöffnung den an das Hinterende des Körpers verlagerten Theilen des ursprünglichen Pallealcomplexes gefolgt und liegt ganz hinten neben dem After. Die männliche Geschlechtsöffnung aber hat ihre Lage ganz vorn am Kopfe hinter dem rechten Kopftentakel beibehalten. So liegen hier die beiden Geschlechtsöffnungen an den entgegengesetzten Körperenden. Unter den Opisthobranchiern findet sich der zweite Typus z. B. bei Oscanius (Tectibranchiata) repräsentirt.

Als Beispiele wähle ich Lymnaeus stagnalis und Onchidium.

Lymnaeus (Fig. 572). Aus der hoch oben im Eingeweidesack der „Leber" eingelagerten Zwitterdrüse entspringt ein dünner Zwittergang, welcher sich bald in einen männlichen und einen weiblichen Gang spaltet. Der männliche Gang erweitert sich zunächst zu einem abgeplatteten Sack, dann zu einer grösseren birnförmigen Drüsenblase (Prostata). Aus dieser Blase setzt er sich als ein dünnes, langes Vas deferens fort, welches zum Theil in der Fussmusculatur verläuft und schliesslich in den männlichen Begattungsapparat einmündet. Dieser stellt nur das erweiterte, ausstülpbare und musculöse Ende des Vas deferens selbst dar. Das Vas deferens bildet zunächst einen kleinen Penisschlauch, und dieser ragt mit einer Papille in den darauf folgenden grossen Schlauch (Penisscheide) vor, welcher bei der Begattung nach aussen umgekrempelt wird. An den grossen Schlauch setzen sich Protractoren, an den kleinen Retractoren an; der kleinere allein tritt mit seiner Papille bei der Begattung in die Vulva ein.

In den weiblichen Gang mündet sofort nach seiner Trennung vom männlichen eine Eiweissdrüse ein. Dann wird er zu dem krausenartig gefalteten Uterus und setzt sich dann als Oviduct in einen grossen birnförmigen Körper fort, der sich bis zur weiblichen Geschlechtsöffnung zur Vagina verjüngt. In den Oviduct mündet eine

seitliche Anhangsdrüse, die als Nidamentaldrüse bezeichnet worden ist, in die Vagina der Ausführungsgang des kugligen Receptaculum seminis.

Onchidium celticum (Fig. 573). Zwitterdrüse und weibliche Anhangsdrüsen liegen im hintersten Körpertheil zwischen den Leberlappen und den Darmwindungen. Aus der Zwitterdrüse entspringt ein Zwittergang, welcher an einer Stelle ein seitliches Blindsäckchen trägt, und welcher in ein Organ von unregelmässiger Gestalt, den Uterus,

Fig. 572. Fig. 573.



Fig. 572. **Geschlechtsorgane von Lymnaeus stagnalis**, nach Baudelot. 1 Männliche Geschlechtsöffnung, 2 grosser Penisschlauch (Penisscheide), 3 Protractoren, 4 kleiner Penisschlauch, 5 Vas deferens, 6 Prostata, 7 abgeplattete Erweiterung des Vas deferens, 8 Zwittergang, 9 Zwitterdrüse, 10 Stück der Verdauungsdrüse (Leber), 11 Eiweissdrüse, 12 Nidamentaldrüse, 13 Uterus, 14 birnförmiger Körper, 15 Receptaculum seminis, 16 Vagina, 17 weibliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 573. **Geschlechtsorgane von Oncidium celticum**, combinirt nach der Darstellung von Joyeux-Laffuie; etwas schematisirt, das Vas deferens nur zum Theil gezeichnet. 1 Männliche Geschlechtsöffnung, 2 Penisscheide (Praeputium), 3 Penispapille (Eichel), 4 Vas deferens, 5 Uterus, die Samenrinne im Uterus durch punktirte Linien angedeutet, 6 Uterusblindsack, 7 Eileiter und Vagina, 8 Coecalanhang, 9 Receptaculum seminis, 10 weibliche Genitalöffnung, 11 Eiweissdrüsen, 12 Blindsäckchen des Zwitterganges 13, 14 Zwitterdrüse.

einmündet. Im Innern des Uterus grenzen zwei vorspringende Falten eine Rinne ab. Legen sich die Ränder der beiden Falten aneinander, so wird die Rinne zu einem Rohr. Diese Rinne verläuft von der Einmündungsstelle des Zwitterganges bis zur Austrittsstelle des Samenleiters aus dem Uterus und dient nur zur Beförderung des Samens. Der übrige weitere Theil des Uterus dient als Eileiter und Eireservoir, er trägt einen grossen blindsackförmigen Anhang, und in ihn münden die Ausführungsgänge der beiden vielfach gelappten Eiweissdrüsen.

Ein Vergleich mit Lymnaeus zeigt also, dass bei Onchidium die Trennung der männlichen und weiblichen Leitungswege sich nicht so weit erstreckt, wie bei Lymnaeus, indem das Vas deferens im Uterustheil des Leitungsweges nur unvollkommen als Rinne gesondert ist. Die vollständige Trennung erfolgt hier, wie bei den Landpulmonaten, erst am Ende des Uterus. Der dünne Samenleiter (Vas deferens) tritt nach rechts in die Leibeswand ein, in welcher er der rechten Längsfurche zwischen Fuss und Rücken entlang nach vorn verläuft, um vorn im Körper wieder in die primäre Leibeshöhle einzutreten, in derselben sich in sehr zahlreiche Windungen zu legen und schliesslich in den Begattungsapparat einzutreten. Dieser besteht wie bei Lymnaeus aus einer grösseren ausstülpbaren Enderweiterung, in welche das Vas deferens in Form einer Papille (Eichel) vorragt. Durch Blutstauung wird diese als Penisscheide oder Praeputium bezeichnete Enderweiterung aus der Geschlechtsöffnung ausgestülpt, durch einen Retractor zurückgezogen. Bei anderen Onchidiumarten complicirt sich der Begattungsapparat durch das Auftreten einer accessorischen Penisdrüse und einer verschieden gestalteten knorpeligen Bewaffnung.

Der am Ende des Uterus vom Vas deferens sich trennende Eileiter ist zugleich auch Vagina. Er stellt ein einfaches Rohr dar, welches sich rechts neben dem After durch die weibliche Geschlechtsöffnung nach aussen öffnet. Ungefähr in der Mitte seiner Länge steht er mit dem stielförmigen Ausführungsgang einer kugligen Blase, des Receptaculum seminis (Bursa copulatrix) und mit einem langen, drüsigen Coecalanhang in Verbindung.

III. Ein dritter Typus findet sich bei den Stylommatophoren unter den Pulmonaten, ferner bei allen Nudibranchiaten und einigen Tectibranchiern (z. B. Pleurobranchaea). Aus der Zwitterdrüse entspringt ein Zwittergang, welcher sich wie beim zweiten Typus früher oder später in einen männlichen und in einen weiblichen Gang spaltet. Diese münden aber nicht mit getrennten äusseren Oeffnungen nach aussen, sondern vereinigen sich wieder in einem gemeinsamen Atrium genitale oder einer Geschlechtskloake. Man kann sich diesen dritten Typus aus dem zweiten so entstanden denken, dass sich die männliche und weibliche Geschlechtsöffnung einander genähert und schliesslich in einander geöffnet haben.

Als Beispiele wähle ich Helix pomatia und Pleurobranchaea Meckelii.

Helix pomatia (Fig. 574). Aus der Zwitterdrüse entspringt ein zickzackförmig gewundener enger Zwittergang, welcher in den krausenförmigen, langgestreckten „Uterus“ übergeht. Das gestreckte Band, welchem die gefaltete Uteruskrause der Länge nach aufsitzt, ist der Samenleitertheil, die Krause der weibliche Leitungstheil des sogenannten Uterus. Der Samenkanal ist aber in Wirklichkeit nur eine Rinne des

Uterus, von dessen Hohlraum durch zwei gegenüberliegende vorspringende Falten, deren Ränder sich übereinander schieben, getrennt. Ein als Prostata betrachtetes drüsiges Längsband begleitet den Samenleitertheil. Da, wo der Zwittergang in den Uterus übergeht, mündet die ansehnliche zungenförmige Eiweissdrüse. Am Ende des Uterus trennen sich männlicher und weiblicher Leitungsweg vollkommen. Das dünne Vas deferens läuft in Windungen zum Begattungsapparat, der seinerseits in

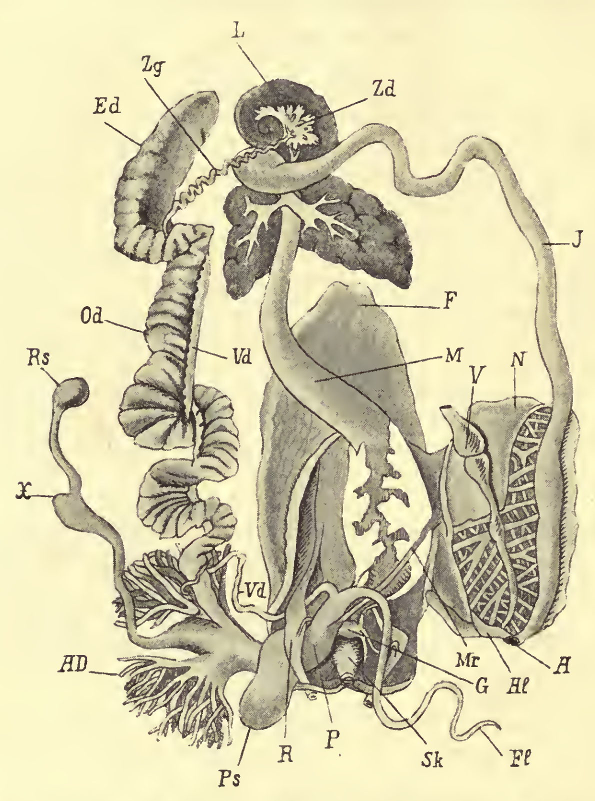


Fig. 574. Anatomie von Helix pomatia, nach LEUCKART, Wandtafeln. Die Schale ist entfernt, der Mantel auf die linke Seite gelegt, die Organe des Eingeweidesackes und Kopfes isolirt und auseinandergelegt. Links (in der Figur) die Geschlechtsorgane. *L* Verdauungsdrüse (Leber), *Zd* Zwitterdrüse, *J* Darm, *N* Niere, *V* Herzkammer, *M* Vormagen, *F* Fuss, *A* After, *Al* Mantelrand in der Gegend des Athemloches, *Mr* Rückziehmuskel, *G* Cerebralganglion, *Fl* Flagellum, *Sk* Schlundkopf (Pharynx), *P* Penis, *R* Fühlerretractor, *Ps* Pfeilsack, *Ad* fingerförmige Drüse, *Vd* Vas deferens, *X* seitliche Ausbuchtung des Stieles des Receptaculum seminis *Rs*, *Od* Eileitertheil des Uterus, *Ed* Eiweissdrüse, *Zg* Zwittergang.

die Geschlechtskloake mündet. Der Begattungsapparat besteht aus dem vorstülpbaren Penis. Wo das Vas deferens in den Penis einmündet, trägt dieser einen langen, geisselförmigen, hohlen Anhang, das Flagellum, dessen Drüsenepithel vielleicht die Substanz der Spermatophorenhülle liefert. An der nämlichen Stelle setzt sich ein Rückziehmuskel des Penis an. Der kurze Oviduct mündet mit einem erweiterten Abschnitt in die Geschlechtskloake. Anhangsorgane des erweiterten Abschnittes sind: 1) das langgestielte, dem Uterus eng anliegende, birnförmige

Receptaculum seminis, dessen Stiel eine bisweilen rudimentäre seitliche Ausbuchtung aufweist; 2) zwei quastenförmige Organe, die fingerförmigen Drüsen, deren milchiges, Kalkconcretionen enthaltendes Secret wahrscheinlich zur Bildung der äusseren Eihülle beiträgt; 3) in unmittelbarster Nähe der Kloake der Pfeilsack, welcher einen spitzen, kalkigen Stab, den Liebespfeil, enthält, der als Reizmittel bei der Begattung in die Gewebe des mitcopulirenden Individuums vorgestossen wird.

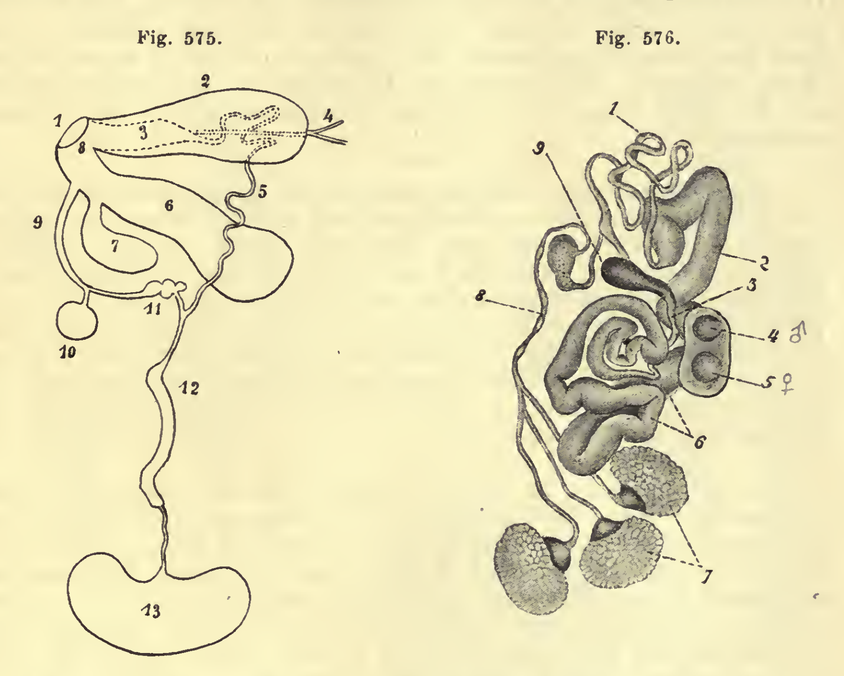


Fig. 575. Geschlechtsorgane von Pleurobranchaea Meckelii, nach MAZZARELLI. 1 Gemeinsame Geschlechtsöffnung, 2 Penisscheide, 3 Penis, 4 Rückziehmuskel desselben, 5 Vas deferens, 6 Nidamentaldrüse, 7 Eiweissdrüse, 8 Geschlechtskloake, 9 Eileiter, 10 Receptaculum seminis, 11 Erweiterungen und Blindsack des Oviductes, 12 Zwittergang, 13 Zwitterdrüse.

Fig. 576. Geschlechtsorgane von Phyllirhoë, nach SOULEYET. 1 Vas deferens, 2 Penis, 3 Oviduct, 4 männliche, 5 weibliche Geschlechtsöffnung, 6 Vagina, 7 Zwitterdrüse, 8 Zwittergang, 9 Receptaculum seminis.

Die gemeinsame äussere Geschlechtsöffnung liegt in der Nackengegend hinter dem rechten Augententakel.

Pleurobranchaea Meckelii (Fig. 575). Der aus der Zwitterdrüse entspringende Zwittergang bildet in seinem Verlaufe eine langgestreckte Erweiterung (Ampulle) und theilt sich dann in den männlichen und in den weiblichen Leitungsweg. Das Vas deferens verläuft in Windungen zur Penisscheide, tritt in dieselbe ein, windet sich in ihr fast nach Art einer Uhrspirale auf und bildet dann die als Penis bezeichnete ausstülpbare Erweiterung, die durch einen Rückziehmuskel eingestülpt werden kann. Der Oviduct nimmt einen kürzeren Verlauf, in welchem er den kurzen Ausführungsgang eines kugeligen Receptaculum seminis aufnimmt. Der erweiterte, mit dem Penis in die Genitalkloake einmündende Endabschnitt des Oviductes (Vagina)

empfängt den Ausführungsgang der Eiweissdrüse und der Nidamentaldrüse (Schalendrüse, Schleimdrüse), welche letztere als das Homologon der fingerförmigen Drüse von Helix betrachtet wird.

Die Leitungswege der Nudibranchier stimmen im Grossen und Ganzen mit denen von Pleurobranchaea überein. Im Einzelnen herrscht freilich eine unerschöpfliche Mannigfaltigkeit. Fast immer vereinigen sich die männlichen und weiblichen Leitungswege schliesslich im Grunde einer Genitalkloake, welche oft auf einer Papille vorn auf der rechten Seite liegt. Selten sind weibliche und männliche Oeffnung getrennt, liegen dann aber dicht nebeneinander. Der Penis ist oft und in mannigfaltiger Weise bewaffnet. Wir geben die Abbildung des Geschlechtsapparates von Phyllirhoë (Fig. 576). Für das Verständniss genügt die Figurenerklärung.

Die wichtige Frage nach dem gegenseitigen Verhältnisse der 3 Typen von Leitungswegen der Geschlechtsproducte bei den hermaphroditischen Schnecken ist vielfach discutirt, aber nicht gelöst worden. Auch die ontogenetischen Untersuchungen haben bis jetzt noch zu keinem sicheren Resultate geführt. Man weiss also noch nicht, ob der einheitliche hermaphroditische Gang durch Verschmelzung getrennter männlicher und weiblicher Gänge, oder ob der männliche und weibliche Gang durch Spaltung eines ursprünglich einheitlichen hermaphroditischen Ganges entstanden ist. Die Schwierigkeit ist um so grösser, als die genetische Deutung der Zwitterdrüse unsicher ist.

Die Begattung ist bei den hermaphroditischen Gasteropoden eine gegenseitige. Doch ist es sicher, dass wenigstens bei Pulmonaten bei ausbleibender Begattung Selbstbefruchtung eintreten kann. Der Zwittergang trägt nämlich nicht selten ein oder zwei seitliche Blindsäckchen, sogenannte Samenblasen oder Vesiculae seminales, in welchen das eigene Sperma aufgespeichert wird und bei ausbleibender Fremdbefruchtung zur Befruchtung der eigenen Eier verwendet werden kann. Eier und Sperma werden häufig nicht zu gleicher Zeit reif.

---

2) Cephalopoda. Obschon die Gonade bei allen heute lebenden Cephalopoden unpaar ist, so sind doch die Leitungswege der Geschlechtsproducte ursprünglich in beiden Geschlechtern paarig. Paarig (in einem Paar vorhanden) sind die Geschlechtsleiter im weiblichen Geschlecht bei Nautilus, den Oegopsiden und Octopoden; im männlichen Geschlecht kommt ein doppelter Samenleiter nur bei Nautilus und bei Philonexis (Tremoctopus) carenae vor. Bei Nautilus, welcher also in beiden Geschlechtern paarige Leitungswege besitzt, ist in beiden Geschlechtern der linke rudimentär und fungirt nicht mehr als solcher. Er stellt die sogenannte „birnförmige Blase“ dar, welche einerseits an das Herz und das Unterende der Gonade befestigt ist, andererseits an der Basis der unteren Kieme in die Mantelhöhle mündet.

Wo nur ein Leitungsweg vorhanden ist, so ist es in beiden Geschlechtern der linksseitige, so bei Loligo, Sepia, Sepiola, Rossia, Sepioteuthis, Chiroteuthis, Cirrhoteuthis etc.

Die Geschlechtsleiter entspringen an der Wand der als Theil der secundären Leibeshöhle erkannten Gonadenhöhle (Bauchfelltasche, Genitalkapsel) und münden in die Mantelhöhle zu Seiten des Afters zwischen Nephridialöffnung und Kiemenbasis.

Männliche Leitungswege, Samenleiter. Am männlichen Leitungsweg können wir da, wo er, wie z. B. bei Sepia (Fig. 577), sich stärker complicirt, 4 Hauptabschnitte unterscheiden. Aus der Hodenkapsel entspringt ein in dicht aneinander liegenden Windungen verlaufendes Vas deferens. Dieses erweitert sich zu einer Samenblase (Vesicula seminalis), deren ausserordentlich stark entwickeltes und reich gefaltetes

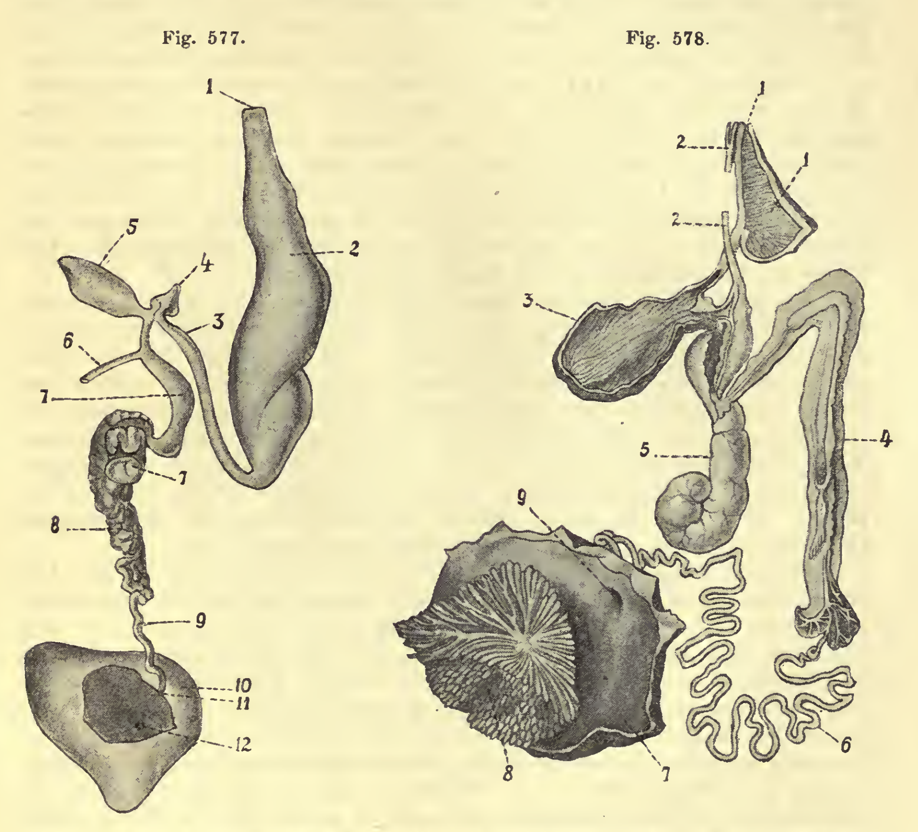


Fig. 577. Männliche Geschlechtsorgane von Sepia officinalis. 1 Geschlechtsöffnung, 2 Spermatophorensack, 3 Vas efferens, 4 Blindsack, 5 Prostata, 6 Kanälchen, welches in den den männlichen Leitungsweg umgebenden Abschnitt der Leibeshöhle mündet, 7 Vesicula seminalis, 8 und 9 Vas deferens, 10 Gonade, ein Stück ihrer hinteren Wand weggeschnitten; man blickt in die Gonadenhöhle und erkennt an ihrer vorderen Wand die Mündung des männlichen Keimkörpers, 11 Mündung des Samenleiters in die Gonadenhöhle.

Fig. 578. Männliche Geschlechtsorgane von Octopus vulgaris, nach Cuvier. 1 Penis, 2 Muskel, durchschnitten, 3 Spermatophorensack, 4 Vesicula seminalis, 5 Prostata, 6 Vas deferens, 7 geöffneter Gonadensack, an dessen vorderer Wand die Hodenkanälchen des Keimkörpers 8 sichtbar sind, 9 Mündung des Samenleiters in den Gonadensack.

Drüsenepithel eine wichtige Rolle bei der Spermatophorenbildung spielt. Die Samenblase setzt sich als dünnes Vas efferens zum letzten Abschnitt, der Spermatophorentasche (Needham'sche Tasche) fort, welche als Reservoir für die Spermatophoren dient. Sie ist von flaschenförmiger Gestalt und ragt mit dem dem Halse einer Flasche entsprechenden Theile, an dessen Ende sich die männliche Geschlechts-

öffnung befindet, frei in die Mantelhöhle vor. In das Vas efferens münden 2 Anhangsorgane: 1) die Prostata, eine eiförmige Drüse mit kurzem Ausführungsgang, und 2) ein einfacher seitlicher, nicht drüsiger Blindsack. Die Prostata betheiligt sich, wie die Vesicula seminalis, an der Bildung der Spermatophoren. Prostata, Blindsack und Vesicula seminalis bilden in natürlicher Lage ein Convolut, welches in einem besonderen Abschnitt der secundären Leibeshöhle, in einer besonderen „Bauchfelltasche“ liegt. Merkwürdigerweise steht das Vas efferens mit dieser Bauchfelltasche durch ein enges Röhrchen in offener Communication.

Verglichen mit Sepia, unterscheidet sich der männliche ausführende Apparat von Octopus (Fig. 578) vorwiegend durch das Fehlen eines gesonderten Vas efferens. Die lange Vesicula seminalis mündet in die mächtige Prostata nahe der Stelle, wo diese selbst in den Spermatophorensack sich öffnet. Diese Stelle liegt nicht im Grunde, sondern am Halse des Spermatophorensackes, da, wo sich dieser zu dem langen, fleischigen, mit seinem Endstück in die Mantelhöhle vorragenden Penis auszieht. Der Penis ist mit einem seitlichen Blindsack ausgestattet.

Es wurde oben erwähnt, dass, soviel man bis jetzt weiss, nur zwei lebende Cephalopoden paarige männliche Leitungswege besitzen, nämlich Nautilus und Philonexis carenae. Bei Nautilus ist der linke rudimentär. Ob aber die beiden Samenleiter von Philonexis carenae den beiden muthmaasslich den Cephalopoden ursprünglich zukommenden entsprechen, ist sehr zweifelhaft. Die beiden sehr verschieden gebauten Vasa deferentia von Philonexis, die aus der Hodenkapsel entspringen, vereinigen sich nämlich später wieder. Ausserdem liegen beide linksseitig. Auffallend ist auch, dass der Spermatophorensack eine doppelte Oeffnung hat, dass also die Geschlechtsöffnung doppelt ist.

Weibliche Geschlechtsorgane. Sepia (Fig. 579). Der complicirte ausführende Apparat besteht aus zwei vollständig voneinander getrennten und gesondert in die Mantelhöhle mündenden Partien: 1) dem unpaaren (linksseitigen) Oviduct, dessen Lage und Mündung der des Samenleiters beim Männchen entspricht, und 2) den Nidamentaldrüsen. Die beiden grossen Nidamentaldrüsen liegen als birnförmige Organe dicht unter der Körperhaut im hinteren Theil des Eingeweidesackes, symmetrisch zu beiden Seiten des hinter ihnen heruntersteigenden Ausführungsganges des Tintenbeutels. Sie münden an ihrer ventralen Spitze in die Mantelhöhle. Jeder Drüsensack erscheint in symmetrischer Weise durch hintereinander liegende, von beiden Seiten vorspringende Drüsenlamellen gefächert. Die Fächer zwischen den Drüsenlamellen öffnen sich in den centralen, spaltförmigen Ausführungsgang. Diese Structur spiegelt sich auch in dem äusseren Aussehen einer jeden Drüse wieder. Ausser diesen beiden Nidamentaldrüsen existirt noch eine accessorische Nidamentaldrüse, welche unter und vor den ersteren liegt. Sie ist ziegelroth gefärbt und besteht aus einem Mittelstück und zwei Seitenlappen. Sie wird aus zahlreichen geschlängelten Drüsenkanälchen gebildet, die sich in einem Drüsenfeld in die Mantelhöhle öffnen, welches zwischen dem Mittel- und Seitenlappen in Form einer Bucht eingestülpt ist. Da in dieser Bucht jederseits auch die Mündung der grossen Nidamentaldrüse liegt, so vermischt sich in ihr das Secret beider Drüsenarten.

Der aus dem Ovarialsack entspringende Oviduct ist zur Zeit der Brunst mit Eiern so angefüllt, dass er hauptsächlich in seinem sich in den Ovarialsack öffnenden Theil weit ausgedehnt ist. Bevor er sich an derselben Stelle und in ähnlicher Weise, wie der Samenleiter im männ-

lichen Geschlecht, durch ein frei in die Mantelhöhle vorragendes Stück nach aussen öffnet, steht er mit einer zweilappigen oder herzförmigen Anhangsdrüse (Eileiterdrüse) in Verbindung, welche die Structur der Nidamentaldrüsen wiederholt. Auch der Endabschnitt (von der Eileiterdrüse bis zur Mündung des Oviductes) ist drüsig, indem zwei symmetrische Reihen von senkrechten Drüsenblättchen von seiner Wand in sein Lumen vorragen.

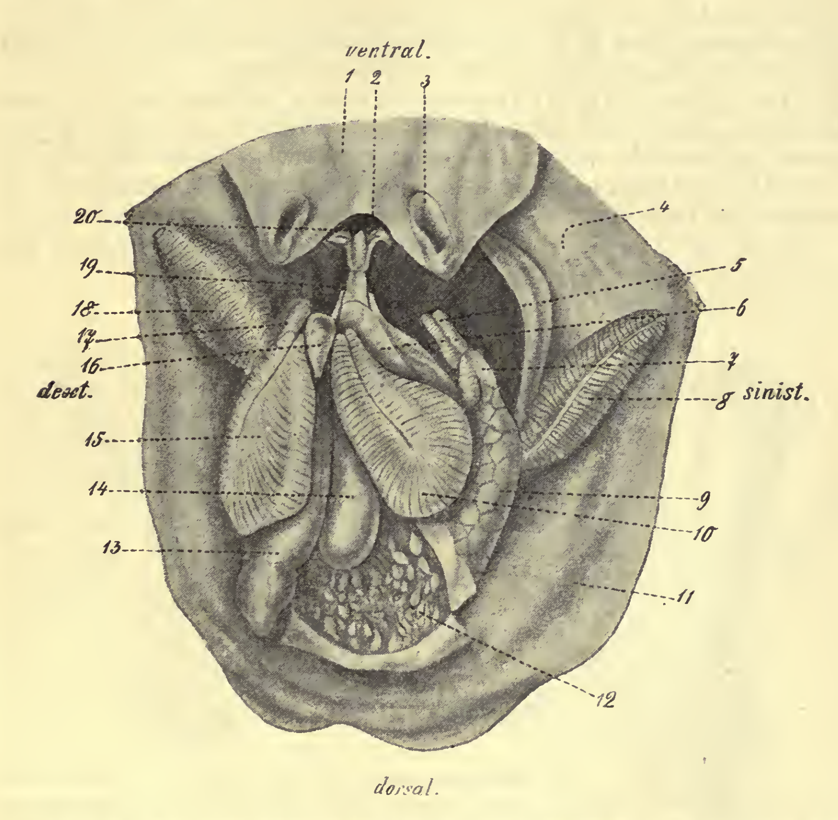


Fig. 579. Weibliche Geschlechtsorgane von Sepia officinalis, im Wesentlichen nach Brock. Die Mantelhöhle ist geöffnet, das hintere Integument des Eingeweidesackes wegpräparirt, der Tintenbeutel etwas bei Seite gelegt, der Oviduct blossgelegt. Ansicht des blossgelegten Organcomplexes von hinten. 1 Trichter, 2 Rand der dorsalen Trichteröffnung, 3 Schliessknorpel, 4 linkes Ganglion stellare, 5 drüsiger Endabschnitt des Oviductes mit weiblicher Geschlechtsöffnung, 6 linker Seitenlappen der accessorischen Nidamentaldrüse, 7 Eileiterdrüse, 8 linke Kieme, 9 Oviduct, mit durchschimmernden Eiern erfüllt, 10 linke Nidamentaldrüse, 11 Mantel, 12 Ovarialsack, von hinten geöffnet, man sieht an seiner vorderen Wand die gestielten Ovarialeier, 13 Tintenbeutel (Pigmentdrüse), 14 Magen, 15 rechte Nidamentaldrüse, 16 Mittelstück der accessorischen Nidamentaldrüse, 17 rechter Seitenlappen der accessorischen Nidamentaldrüse, 18 rechte Kieme, 19 rechte Nierenöffnung, 20 After.

Die Secrete der Nidamentaldrüsen, accessorischen Nidamentaldrüsen und Eileiterdrüsen liefern die äusseren Eihüllen, mit welchen die austretenden Ovarialeier umhüllt werden.

Um nun noch die ganze Klasse der Cephalopoden kurz zu berücksichtigen, möge erwähnt werden, dass Nidamentaldrüsen vorkommen: 1) bei den Dibranchiaten (Nautilus); 2) unter den Decapoden bei den Myopsiden (Sepia, Sepiola, Rossia, Loligo, Sepioteuthis etc.), bei einigen Oigopsiden (Ommastrephes, Onychoteuthis, Thysanoteuthis). Sie fehlen bei den Octopoden und einem Theil der Oigopsiden (Enoploteuthis, Chiroteuthis, Owenia).

Nautilus unterscheidet sich von allen anderen lebenden Cephalopoden dadurch, dass er 1) nur eine Nidamentaldrüse besitzt, und 2) dass sie nicht im Eingeweidesack liegt, sondern im Mantel.

Accessorische Nidamentaldrüsen kommen nur bei den Myopsiden vor. Die beiden Drüsen sind entweder gesondert (Rossia, Loligo, Sepioteuthis), oder mit einander verschmolzen (Sepia, Sepiola).

Eileiterdrüsen sind bei allen Cephalopoden vorhanden, in wechselnder Lage und mit mannigfaltiger Modification im Bau.

Auch als Receptacula seminis fungirende Ausstülpungen des Oviductes kommen gelegentlich vor (Tremoctopus, Parasira).



Fig. 580. **Spermatophore von Sepia, nach Milne Edwards.** *a* Aeusseres Etuis, *b* inneres Etuis, *c* Spermatozoensack, *d*, *e*, *f*, *h*, *g* verschiedene Theile des Ejaculationsapparates.

Bei allen Cephalopoden werden gewisse Quantitäten von Spermatozoen in äusserst complicirte Hüllen, sogenannte Spermatophoren, gewickelt. Die Substanz dieser grossen, fadenförmigen Spermatophoren wird in der Prostata und Vesicula seminalis geliefert. Welches aber der Mechanismus ist, durch welchen ein so complicirtes Etuis, wie die Spermatophore eines ist, hergestellt wird, ist zur Zeit noch unermittelt. Die Spermatophoren platzen bei Berührung, oder wenn sie ins Wasser gelangen, an ganz bestimmten Stellen und spritzen ihren Spermatozoeninhalt heraus. Zur Zeit der Brunst ist die Spermatophorentasche dicht erfüllt mit Spermatophoren. Bei Philonexis carenae wird jedoch eine einzige, sehr lange Spermatophore erzeugt.

c) Die Begattungsapparate. Hectocotylie der Cephalopoden. Die Begattungsapparate der Gasteropoda und der in die Mantelhöhle vorragende Penis gewisser Cephalopoden sind schon im vorhergehenden Abschnitt behandelt worden.

Wir wollen hier eine der merkwürdigsten und die räthselhafteste Erscheinung innerhalb der Cephalopodenklasse besprechen, die Hectocotylie. Diese Erscheinung besteht in der Umwandlung eines Mundarmes des Männchens zu einem Begattungsorgan und Spermatophorenträger, dem sogenannten Hectocotylus, welcher sich bei der Begattung vollständig loslöst und in die Mantelhöhle des Weibchens gelangt.

Die typische Hectocotylie (Fig. 581) ist beschränkt auf die Octopodengattungen Argonauta, Philonexis und Tremoctopus. Der umgewandelte Arm ist bei Tremoctopus und Philonexis (Parasira) der dritte rechte, bei Argonauta der dritte linke. Er ist anfänglich in einem aussen pigmentirten Säckchen eingeschlossen (Fig. 581 A), welches durch Platzen den Arm frei werden lässt, der dann seine besondere Gestalt deutlich erkennen lässt (B). Die Falten, welche das Säckchen bildeten, schlagen sich zurück und bilden nun eine neue, die Spermatophoren aufnehmende Tasche, welche nun innen pigmentirt ist. Eine Oeffnung führt aus dieser Tasche in eine Samenblase, die im Innern des Hectocotylus liegt und sich in einen dünnen, langen Ausführungsgang fortsetzt, welcher den Arm seiner ganzen Länge nach durchzieht und an seinem Ende nach aussen mündet. Das Endstück des Armes ist zu einem langen, fadenförmigen Penis umgewandelt, welcher anfangs ebenso in einem besonderen Säckchen eingeschlossen liegt, wie der ganze Arm in der Hectocotylustasche. Bei ausgestülptem Penis bleibt das Säckchen als ein Anhang an seiner Basis zurück.

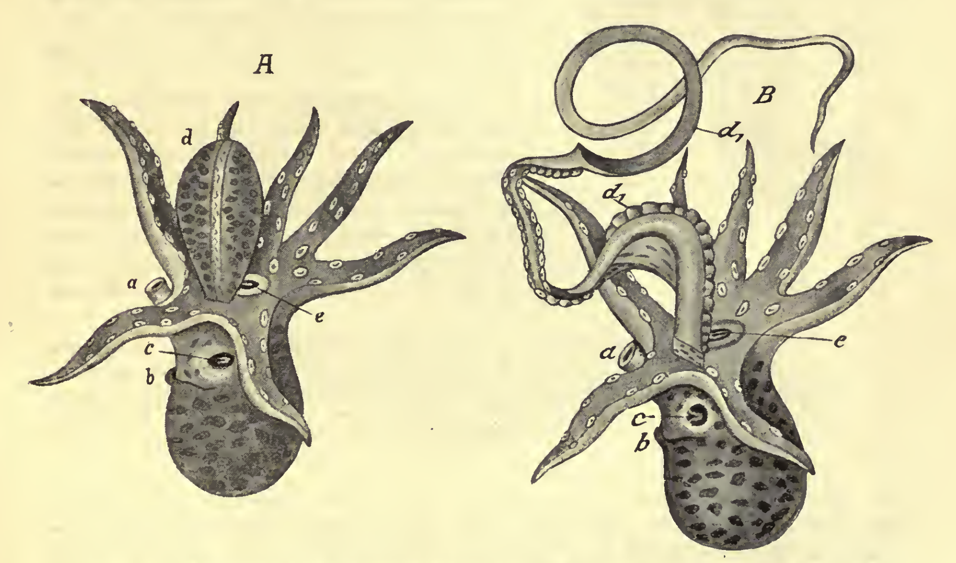


Fig. 581. Männchen von Argonauta argo, nach H. Müller (Weibchen, Fig. 419 u. 420). *A* Mit in das Säckchen *d* eingeschlossenem Hectocotylus. *B* Mit freiem Hectocotylus. *a* Trichter, *b* Rand der Mantelfalte, *c* linkes Auge, *d* Säckchen, d_1 Hectocotylus, *e* Mund.

Die Spermatophoren können aus der innen pigmentirten Samentasche in die Samenblase gelangen und von da durch den Ausführungsgang, welcher an der Spitze des Penis mündet, entleert werden.

Es ist wahrscheinlich, dass die Hectocotylus-tragenden Cephalopoden bei der Begattung sich Mund gegen Mund mit ihren Armen umfassen und dass sich dabei der Hectocotylus ablöst und in irgend einer Weise in die Mantelhöhle des Weibchens eindringt. Man findet wenigstens häufig losgelöste Hectocotyli, bis zu 4 Stück zugleich, in der Mantelhöhle der Weibchen.

Unerklärt ist: 1) in welcher speciellen Weise der Hectocotylus die Eier des Weibchens befruchtet, und 2) wie die Spermatophoren in den Hectocotylus gelangen.

Abgesehen von dem durch die Ausbildung des Hectocotylus bedingten geschlechtlichen Dimorphismus, sind Männchen und Weibchen bei den erwähnten Gattungen auch sonst verschieden. Die Männchen sind viel kleiner, und bei Argonauta ist nur das Weibchen beschalt.

Es ist höchst wahrscheinlich, dass der abgelöste Hectocotylus wieder regenerirt werden kann.

Während nun nur bei den drei erwähnten Gattungen ein ächter, sich loslösender Hectocotylus zur Ausbildung gelangt, so ist doch für alle übrigen Cephalopoden (auch für Nautilus, vergl. p. 693) der Nachweis erbracht worden, dass im männlichen Geschlecht immer ein bestimmter Arm oder Theil des Kopffusses in irgend einer Weise modificirt ist, irgend welche, oft wenig auffallende Merkmale besitzt, die den anderen Armen nicht zukommen. Man nennt nun den betreffenden Arm den hectocotylisirten Arm. Wenn auch der Gedanke nahe liegt, dass dieser Arm bei der Begattung irgend eine Rolle spiele, so ist diese Rolle zur Zeit doch ganz unerklärt, und es handelt sich eben nur um eine Vermuthung. Ja, man kann sich nicht einmal vorstellen, in welcher Weise z. B. bei Sepia und Nautilus der hectocotylisirte Arm bei der Begattung sich bethätigen könnte. Das constante Auftreten eines hectocotylisirten Armes

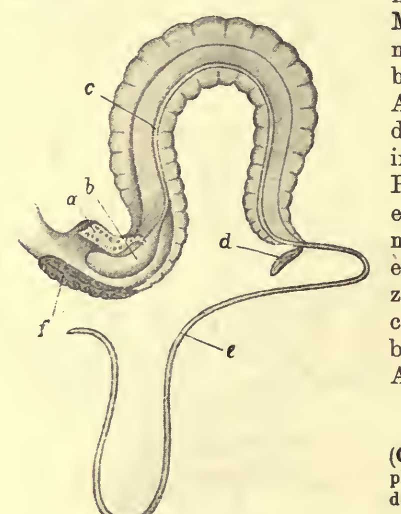


Fig. 582. Hectocotylus von Philonexis (Octopus) carenae, nach LEUCKART. ***a*** **Spermatophorentasche,** ***b*** **Samenblase,** ***c*** **Ausführungsgang der Samenblase,** ***d*** **Anhang = Rest des Penissäckchens,** ***e*** **Penis,** ***f*** **Saugnäpfe.**

ist um so räthselhafter, als durchaus nicht immer derselbe Arm hectocotylisirt ist. Bei den Octopoden ist es im Allgemeinen der dritte der rechten Seite, doch bei dem Subgenus Scaeurgus von Octopus und bei Argonauta der dritte der linken Seite. Bei den Decapoden ist der hectocotylisirte Arm meist der vierte der linken Seite, doch kann es im Genus Enoploteuthis auch der vierte rechte und sogar bei einer und derselben Ommastrephesart bald der vierte der linken, bald der vierte der rechten Seite sein. Bei Sepiola und Rossia ist der erste Arm hectocotylisirt. Schliesslich können sogar die beiden Arme eines Paares hectocotylisirt sein, so bei Idiosepius und Spirula die des vierten, bei Rossia die des ersten Paares.

Der Unterschied in der Grösse, welcher zwischen Männchen und Weibchen der mit einem ächten Hectocotylus ausgestatteten Formen erwähnt wurde, zeigt sich, doch nicht in demselben Maasse, auch bei manchen anderen Cephalopoden. Das Männchen ist etwas kleiner als das Weibchen.

XXI. Parasitische Schnecken.

1) Thyca ectoconcha (Fig. 583) heisst eine zu den Prosobranchiern gehörende Schnecke, welche an einem Seestern, Linckia multiforis, schmarotzt. Die Hauptzüge ihrer Organisation werden durch den in Fig. 583 dargestellten Längsschnitt, in welchen verschiedene seitlich liegende Organe eingezeichnet sind, illustrirt. Die Schneckenorganisation ist durch den Parasitismus noch wenig beeinflusst. Das Thier besitzt eine Schale, deren Gestalt an eine phrygische Mütze erinnert. In der Mantelhöhle liegt die Kieme. Auch Darm- und Nervensystem bieten nichts Auffallendes. Augen und Gehörorgane sind vorhanden. Es existirt eine kurze, aber kräftige Schnauze mit musculösem Schlundkopf, welche zwischen den Kalkstücken des Integumentes im Gewebe des Seesternes steckt. Eine Radula fehlt. Die Basis der Schnauze wird umgeben von einer musculösen Scheibe, die aus einem vorderen und einem hinteren Theile besteht. Diese Scheibe, der sogenannte Scheinfuss, ist das Haftorgan, vermittelst dessen die Schnecke dem Integument des Wohnthieres so fest aufsitzt, dass sie nur gewaltsam und nicht ohne zu zerbrechen losgetrennt werden kann. Es existirt ein Fussrudiment (*fs*) ohne Deckel.

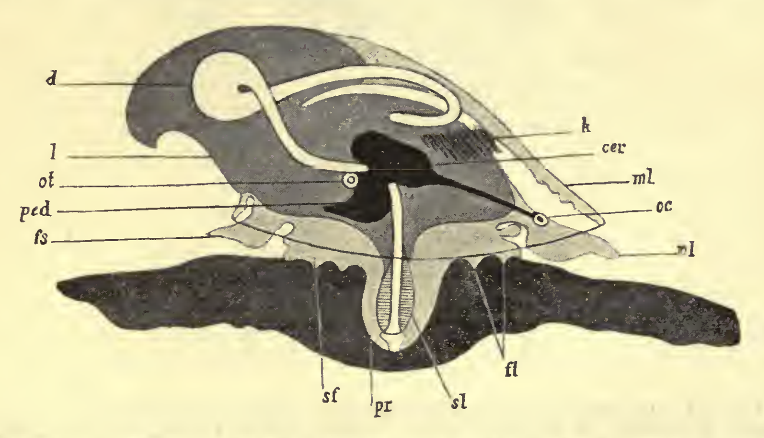


Fig. 583. Längsschnitt durch Thyca ectoconcha, nach P. und F. SARASIN. Es sind auch einige nicht in der Schnittebene liegende Organe eingetragen. *cer* Cerebralganglien, *d* Darm, *fl* Falten, *fs* Fuss, *k* Kieme, *l* Leber, *ml* Mantel, *oc* Auge, *ot* Otocyste, *ped* Pedalganglien, *pr* Proboscis, *sf* Scheinfuss, *sl* Schlundkopf, *vl* Kopffalte.

2) Etwas stärker modificirt ist die Schneckenorganisation bei Stilifer Linckiae (Fig. 584), welcher auf der männlichen Seesternart schmarotzt. Der Parasit steckt ganz in der Kalkschicht des Integumentes des Wirthes, an welchem er pathologische kugelige Anschwellungen hervorruft und dessen Peritoneum er gegen die Leibeshöhle zu kugelig vortreibt. Mit der Aussenwelt communicirt die Schnecke nur durch eine kleine Oeffnung an der Spitze der Anschwellung. Die so im Integumente des Wirthes festsitzende Schnecke ist allseitig von einer fleischigen Hülle (*sm*) wie von einem Sacke umschlossen. Diese Hülle ist nur an der Stelle, wo die Spitze der rechtsgewundenen Schale liegt, von einer Oeffnung durchbrochen, die der Lage nach der oben erwähnten Oeffnung an der Spitze der pathologischen Auftreibung entspricht. Die Hülle wird als Scheinmantel

bezeichnet und entspricht morphologisch dem stark vergrösserten und auf die Schale zurückgeschlagenen Scheinfusse von Thyca. Daneben existiren ein ächter Mantel, eine Kieme, ein rudimentärer, deckelloser Fuss, Augen, Gehörorgane und ein typisches Prosobranchiernervensystem. Die Ausbildung des sonderbaren Scheinmantels hat offenbar die Bedeutung, dass, trotzdem die Schnecke tief im Integumente des Wohnthieres steckt,

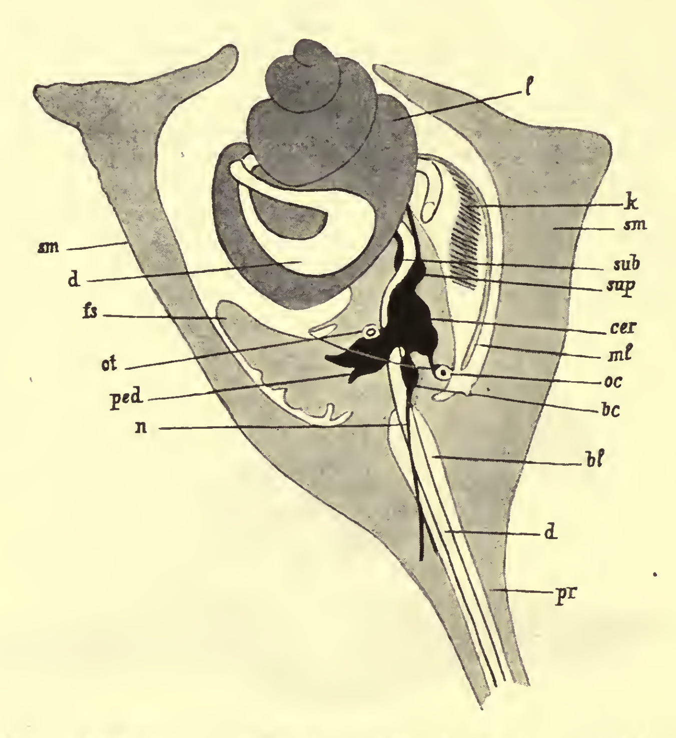


Fig. 584. Längsschnitt durch Stilifer Linckiae, nach P. und F. Sarasin. *bc* Buccalganglien, *bl* Blutraum, *cer* Cerebralganglien, *d* Darm, *fs* Fuss, *k* Kieme, *l* Leber, *ml* Mantel, *n* Rüsselnerv, *oc* Auge, *ot* Otocyste, *ped* Pedalganglien, *pr* Proboscis, *sm* Scheinmantel, *sub* Subintestinalganglion, *sup* Supraintestinalganglion.

doch eine Communication mit der Aussenwelt erhalten bleibt. Athemwasser kann in die Athemhöhle gelangen und wieder abfliessen; Fäcalmassen und Geschlechtsproducte, vielleicht Larven, können in den vom Scheinmantel umschlossenen Raum gelangen und von da durch dessen Oeffnung nach aussen entleert werden. Die Geschlechter sind getrennt. Die Schnauze ist zu einem sehr langen, rüsselartigen Rohr verlängert, welches in die blutreichen Gewebe des Seesternintegumentes eindringt und aus ihnen die der Schnecke nöthige Nahrung bezieht. Schlundkopf und Radula fehlen.

3) Sind die beiden bis jetzt besprochenen Parasiten typische Schnecken und als solche wenigstens bei genauerer Untersuchung leicht kenntlich, so ist bei zwei weiteren Parasitenarten die Schneckenorganisation so stark modificirt, dass man sie schwerlich für Schnecken oder überhaupt

für Mollusken halten würde, wenn nicht wenigstens von der einen Form festgestellt wäre, dass ihre Larven Schneckenlarven sind. Die Organisation dieser beiden Parasiten ist bei der Unkenntniss oder unvollständigen Kenntniss ihrer Entwickelung und bei dem Fehlen zur typischen Schneckenorganisation überleitender Zwischenformen schwer zu entziffern.

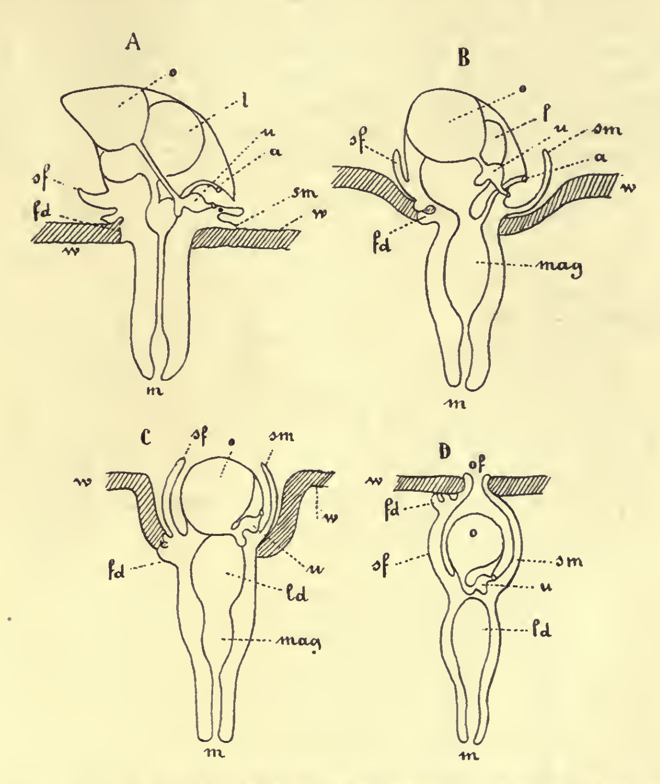


Fig. 585. ***A, B, C, D*** **Hypothetische Zwischenstadien zwischen Thyca und Stilifer einerseits und Entocolax (Fig. 586) andererseits, nach SCHIEMENZ.** ***a*** **After,** ***d*** **Darm,** ***fd*** **Fussdrüse,** ***l*** **Leber (Verdauungsdrüse),** ***ld*** **Leberdarm,** ***m*** **Mund,** ***mag*** **Magen,** ***o*** **Ovarium,** ***of*** **Oeffnung des Scheinmantels,** ***sf*** **Scheinfuss,** ***sm*** **Scheinmantel,** ***u*** **Uterus,** ***w*** **Körperwand des Wirthes.**

Entocolax Ludwigii lebt endoparasitisch in der Leibeshöhle einer Holothurie (Myriotrochus Rinkii), mit dem einen Ende des wurmförmigen Körpers an der Leibeswand der Holothurie befestigt. Die in Fig. 586 schematisch dargestellte Organisation wurde wohl in zutreffender Weise durch Annahme einiger hypothetischer Zwischenstadien interpretirt, durch welche eine Thyca- oder Stilifer-ähnliche Schnecke, zum Endoparasitismus übergehend, zu einer Entocolax-ähnlichen Form würde. Fig. 585 A zeigt das erste Stadium, das noch lebhaft an Thyca erinnert und noch ectoparasitisch ist, Fig. 585 B, C, D sind weitere Stadien. In dem Maasse, als die Schnecke endoparasitisch wird und die Beziehungen zur Aussenwelt aufgiebt, verschwinden die Sinnesorgane, die Schale, die Mantelhöhle mit der Kieme. Der Magen bildet sich, als besonderer Abschnitt des Darmes, zurück, die Verdauungsdrüse (Leber) wird zu einem

einfachen, unverzweigten Sack des Darmes, welcher seinen Enddarm und After einbüsst. Jeglicher Zerkleinerungsapparat am Eingang des Darmes wird entbehrlich. Der Scheinmantel wird immer grösser und umhüllt den immer kleiner und rudimentär werdenden Eingeweidesack, welcher schliesslich nur noch die Geschlechtsorgane beherbergt. Auf Stadium D ragt das ganze Thier schon frei in die Leibeshöhle des Wirthes vor, befestigt an seiner Leibeswand durch einen verlagerten Theil des Scheinfusses und mit der Aussenwelt nur noch durch die Oeffnung des Scheinmantels communicirend. Wird auch diese letzte Beziehung zur Aussenwelt aufgegeben, d. h. rückt auch der ganze Scheinmantel mit seiner Oeffnung in die Leibeshöhle des Wirthes, so haben wir eine Form vor uns, welche dem endoparasitischen Entocolax Ludwigii (Fig. 586) entspricht. Bei

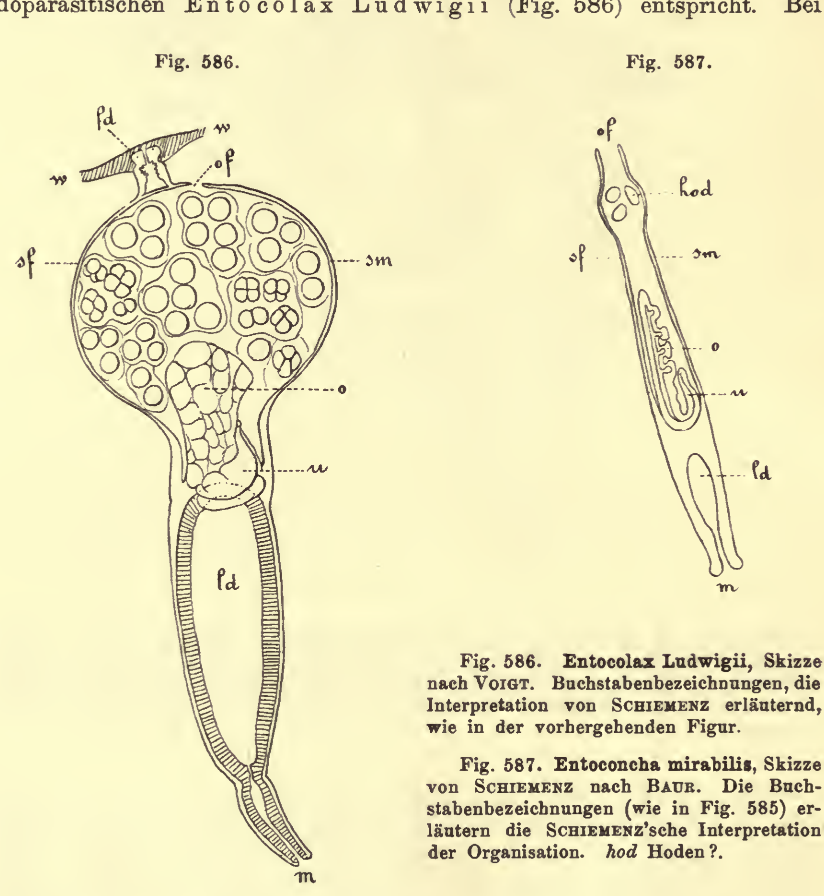


Fig. 586. **Entocolax Ludwigii,** Skizze nach Voigt. Buchstabenbezeichnungen, die Interpretation von Schiemenz erläuternd, wie in der vorhergehenden Figur.

Fig. 587. **Entoconcha mirabilis,** Skizze von Schiemenz nach Baur. Die Buchstabenbezeichnungen (wie in Fig. 585) erläutern die Schiemenz'sche Interpretation der Organisation. *hod* Hoden?.

dieser Form dient die vom Scheinmantel umschlossene Höhle, in welche der mit einem Receptaculum seminis ausgestattete Eileiter ausmündet, als Behälter für die befruchteten Eier, deren erste Furchungsstadien bei dem einzig bekannt gewordenen (weiblichen) Exemplar in ihr angetroffen wurden.

4) Noch stärker deformirt als Entocolax ist Entoconcha mirabilis, ein Endoparasit, welcher in einer Holothurie, Synapta digitata, gefunden worden ist. Der Körper des Parasiten stellt einen langen, wurmförmigen, gewundenen Schlauch dar, der mit dem einen Ende am

Darm des Wirthes befestigt ist, während der Schlauch im Uebrigen frei in der Leibeshöhle flottirt. Die Organisation des Thieres ist noch nicht genügend untersucht. Fig. 587 stellt dieselbe in sehr vereinfachter und schematischer Weise dar und soll dazu dienen, einen Vergleich mit Entocolax zu ermöglichen. Ob dieser Vergleich, für den wir auf die Figurenerklärung verweisen, zutreffend ist, steht vor der Hand dahin. Vor allem ist bis jetzt keine Ausmündung des Ovariums in den als Höhlung des Scheinmantels gedeuteten Brutraum, der mit (in der Figur nicht dargestellten) Embryonen erfüllt ist, beobachtet worden. In einer in der Nähe des befestigten Endes des Schlauches befindlichen Erweiterung des Schlauches findet sich eine Anzahl von freiliegenden „Hodenbläschen", über deren wirkliche Bedeutung nur neue Untersuchungen Aufklärung bringen können.

Die im Brutraume von Entoconcha enthaltenen Embryonen zeigen im Allgemeinen den Bau von Gasteropodenlarven. Sie besitzen eine spiralig gewundene Schale, in welche der Körper zurückgezogen werden kann, ein Operculum, ein kleines Velum, die Anlagen von zwei Tentakeln, zwei Gehörbläschen, einen Fuss, einen Darm, der nach dem einen (späteren) Beobachter nur aus Mund, Pharynx, Oesophagus und Leberrudiment bestehen soll, während er nach dem älteren Beobachter complet ist, und ferner eine Kiemenhöhle mit in Querreihen stehenden langen Wimpern. Weiter ist über die Entwickelung und Lebensgeschichte von Entocolax nichts bekannt.

Ueber parasitische Larven von Lamellibranchiern (Unionidae) wird im ontogenetischen Abschnitte einiges mitgetheilt werden.

XXII. Festsitzende Schnecken.

Von mehreren Formen festsitzender Schnecken, welche bekannt sind, möge hier nur Vermetus, dessen innere Organisation genauer untersucht wurde, kurz besprochen werden. Vermetus besitzt eine Schale, welche, anstatt zu dem bekannten Schneckengehäuse aufgewunden zu sein, eine Kalkröhre darstellt, die sich vom Meeresboden, mit welchem ihre Spitze verkittet ist, frei erhebt. Die Schale hat grosse Aehnlichkeit mit den kalkigen Wohnröhren von Röhrenwürmern, z. B. von Serpula. Die Larve aber besitzt eine typisch gewundene Schale, und auch beim jungen Thier, das sich festgeheftet hat, ist die Schale noch spiralig gewunden. Bei fortschreitendem Wachsthum aber berühren sich die Windungen der Schale nicht mehr, und die Schale wächst schliesslich röhrenförmig aus.

Die typische Organisation der Prosobranchia monotocardia, zu denen Vermetus gehört, erscheint durch die festsitzende Lebensweise wenig beeinflusst. Entsprechend der Form der Schale ist der Eingeweidesack sehr langgestreckt, fast wurmförmig. Darm, Circulationssystem, Niere, Mantel, Kieme, Nervensystem sind typisch entwickelt. Die Geschlechter sind getrennt, es fehlen Copulationsorgane, die bei der festsitzenden Lebensweise keine Rolle spielen können. Der Kopf ist wohlentwickelt und der kräftige Pharynx wohlbewaffnet. Wenn das Thier (nicht zu stark) gereizt wird, so soll es sich nicht sofort, wie dies andere Schnecken thun, in die Schale zurückziehen, sondern zubeissen. Der Fuss ist stempelförmig, cylindrisch abgestutzt, unter dem Kopf nach vorn gerichtet. Da er als Locomotionsorgan functionslos ist, dient er als Träger des Operculums nur zum Verschliessen der Schale und, wohl vermittelst

der Fussdrüse, zur Erzeugung von Schleim. Vermetus soll in der That copiöse Schleimmassen absondern, dieselben eine Zeit lang schleierartig im Wasser ausgespannt halten und sodann sammt allem, was daran kleben bleibt, verschlucken. Das Thier soll sich in dieser Weise die zu seiner Ernährung dienenden kleinen Organismen fischen.

XXIII. Ontogenie.

A) Amphineura.

1. Ontogenie von Chiton Polii (Fig. 588). Das Ei besitzt wenig Nahrungsdotter. Die Furchung ist eine totale und etwas inäquale. Es bildet sich eine Cölogastrula durch Invagination. a) Der Blastoporus der Gastrulalarve bezeichnet das Hinterende der Larve. Ein Paar Entodermzellen nahe dem Rückenrande des Blastoporus zeichnen sich durch besondere Grösse aus. Man sieht auf dem Längsschnitt dorsal- und ventralwärts im Ectoderm je zwei Zellen mit grösserem Kern; sie gehören einem zweizeiligen Ring von Zellen an, auf dem sich der präorale Wimperkranz entwickelt, welcher bei den Mollusken als Velum bezeichnet wird (Fig. 588 A).

b) Auf einem weiteren Stadium erscheint der Blastoporus etwas gegen die Bauchseite verschoben, und es beginnt an seinem Rande eine Einwucherung von Ectodermzellen: Beginn der Bildung des ectodermalen Stomodaeums. Am hinteren und oberen Rande des Blastoporus zeigt der abgebildete Schnitt eine zwischen Entoderm und Ectoderm liegende Zelle, wohl eine Mesodermzelle (B).

c) Die Larve streckt sich in die Länge; durch fortgesetzte Einwucherung von Ectodermzellen bildet sich ein deutliches, durch den Blastoporus in den Urdarm führendes Stomodaeum (embryonaler Schlund), welches sich noch weiter auf die Bauchseite in der Richtung nach vorn verschiebt (C).

d) Fig. 588 G stellt einen schief, von vorn und oben nach hinten und unten geführten, das Stomodaeum interessirenden Schnitt durch eine etwas ältere Larve dar und zeigt zu den Seiten des Blastoporus die ersten Mesodermzellen. Diese stammen wahrscheinlich vom Entoderm ab und treten symmetrisch zu beiden Seiten des Blastoporus auf.

e) Ein Medianschnitt durch ein nächstes Stadium (D) lässt in der Mittelebene noch keine Mesodermzellen erkennen. Dagegen erscheint jetzt der Mund auf der Bauchseite nach vorn bis ganz an den Wimperkranz oder das Velum verschoben, dessen doppelte Zellenreihe sich sehr deutlich erkennen lässt.

f) Querschnitt eines älteren Stadiums (H). Die Mesodermzellen haben sich vermehrt und sind in zwei Gruppen zu Seiten des Stomodaeums, zwischen Ecto- und Entoderm, angeordnet.

g) Auf einem folgenden Stadium, welches uns Fig. 588 E im Längsschnitt vorführt, zeigt die Larve vor allem eine stärkere Entwickelung des Mesoderms, in welchem ein Hohlraum, die Leibeshöhle, aufgetreten ist. Eine nach hinten gerichtete Ausstülpung des Stomodaeums stellt die erste Anlage der Radulascheide dar. Hinter dem Munde ist, offenbar von Ectoderm gebildet, eine sackförmige Einstülpung aufgetreten,

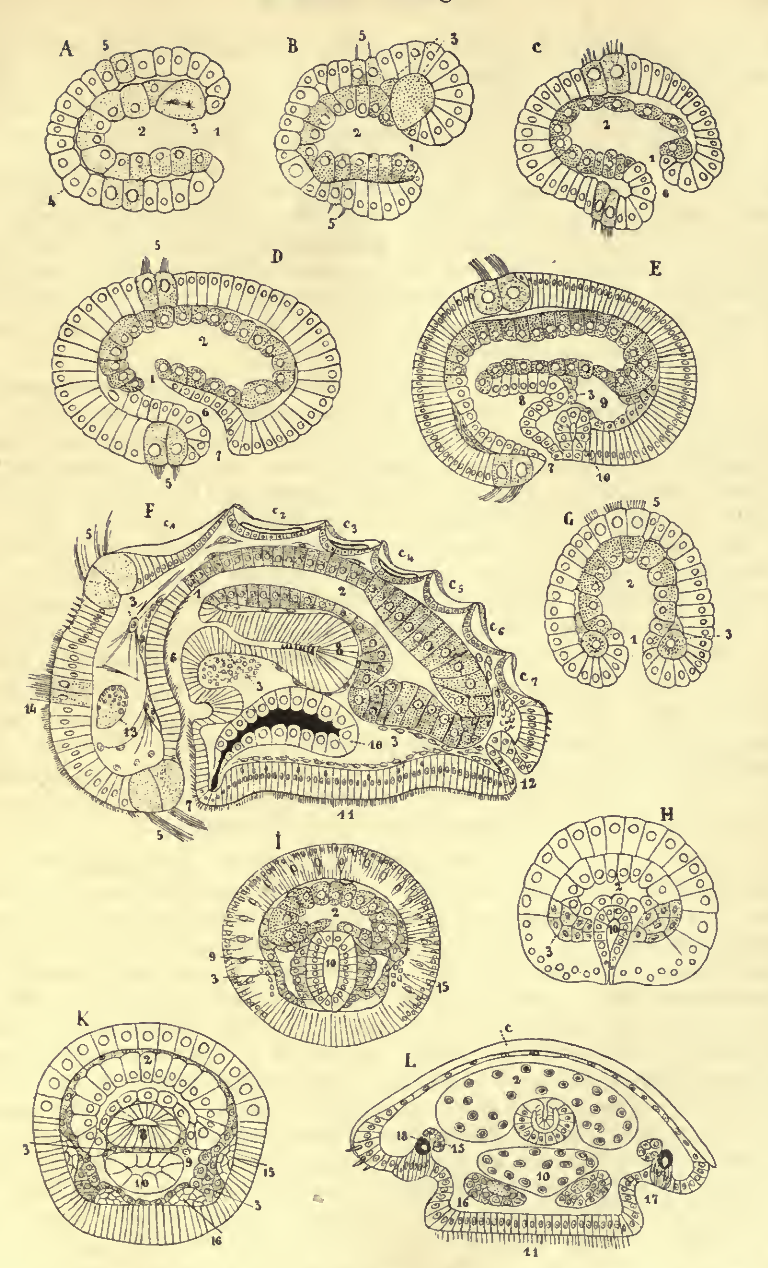


Fig. 588. **Entwickelung von Chiton Polii**, nach KOWALEVSKY. ***A—F*** Sechs Entwickelungsstadien von der Gastrula bis zum jungen Chiton auf annähernd medianen Längsschnitten. ***G*** Frontalschnitt durch Stadium ***C*** schief vom oberen Theil des Velum nach dem Blastoporus. ***H***, ***I***, ***K***, ***L*** Querschnitte von vier Entwickelungsstadien hinter dem Munde. 1 Blastoporus, 2 Urdarm, Mitteldarm, 3 Mesoderm, 4 Ectoderm, 5 Velum, präoraler Wimperkranz, 6 Stomodaeum, Schlund, 7 Mund, 8 Radulascheide, 9 Leibeshöhle, 10 Fussdrüse, in Fig. ***I*** Oesophagus, 11 Fuss, 12 After mit Proctodaeum, 13 Cerebralganglion, 14 Scheitelschopf, 15 Pleurovisceralstränge, 16 Pedalstränge, 17 Mantelfurche, 18 Auge, *c* Schale, c_1—c_7 die 7 zuerst angelegten Schalenstücke.

welche als Fussdrüse bezeichnet wurde, obschon nicht ermittelt wurde, was aus ihr beim erwachsenen Thier wird.

h) Durch das Auftreten der Leibeshöhle werden die Zellen des Mesoderms in zwei Lagen geschieden, von denen die innere, das viscerale Blatt, sich dem Darm, das äussere oder parietale Blatt dem Ectoderm anlegt (vergl. Querschnitt Fig. 588 I). Rechts und links zeigt sich in der Tiefe des Ectoderms auf dem Querschnitt die Anlage der Pleurovisceralstränge. In ähnlicher Weise entstehen die Pedalstränge und vorn, in dem vom präoralen Wimperkranze umsäumten Scheitelfelde die Anlage des supraösophagealen Centralnervensystems als Scheitelplatte, d. h. als Verdickung des Ectoderms, welche ein Büschel längerer Wimperhaare trägt.

i) Auf späteren Stadien (F, K, L) löst sich das Centralnervensystem mit den Pleurovisceral- und den Pedalsträngen vom Ectoderm los und bekommt seine mesodermale Lage. Auf dem Rücken treten als Cuticularbildungen die Anlagen von 7 Schalenplatten auf. Die achte, hinterste entsteht erst später. Eine hintere Einstülpung des Ectoderms stellt offenbar die Anlage des Proctodaeums (embryonaler Enddarm mit After) dar. In der Radulascheide treten die ersten Radulazähne auf. Das ganze Scheitelfeld und die Gegend des Fusses bedeckt sich mit Wimpern. Im dorsalen Ectoderm treten an den schalenlosen Stellen die ersten Kalkstachelchen auf. Im hinteren Körpertheile stellt eine dichte Ansammlung von Mesodermelementen offenbar eine mesodermale Bildungszone dar.

Auf diesem Stadium verlässt die Larve die Eihülle, um frei herumzuschwimmen und sich nach Rückbildung des Wimperkranzes bald in einen zu Boden sinkenden jungen Chiton umzuwandeln. Während dieser Umwandlung treten vorn am Körper ventral zwei seitliche larvale Augen auf. Die Entwickelung des Circulationssystems, der Nephridien, Geschlechtsorgane und Ctenidien wurde nicht verfolgt.

2. Solenogastres. Was die Ontogenie der Solenogastriden anbetrifft, so liegt bis jetzt bloss eine noch recht unvollständige Mittheilung über die Entwickelung von Dondersia banyulensis vor, welche gerade hinreicht, das Verlangen nach einer genaueren Kenntniss noch zu vergrössern. Die Furchung ist eine inäquale totale und verläuft unter Micromerenbildung. Der Vorgang der Gastrulation scheint die Mitte zu halten zwischen Epibolie und Invagination. Der Blastoporus bezeichnet das hintere Leibesende der Larve, die durch 2 Ringfurchen in 3 hintereinander liegende Regionen zerfällt. Die vordere besteht aus zwei Zellringen und entspricht offenbar einem Scheitelfeld. Sie ist theilweise bewimpert, trägt in der Mitte eine Gruppe längerer Wimperhaare, unter welchen bald eines als Flagellum prädominirt. Die zweite, aus einem einzigen Zellenring bestehende Region trägt einen Ring langer Cilien und stellt offenbar das Velum dar. Die dritte Region besteht aus 2 kurzbewimperten Zellenreihen, von denen die hintere den Blastoporus umgrenzt. Bei einer älteren Larve erscheint ein hinterer Theil der Larve in eine Einstülpung des vorderen Theiles zurückgezogen. Nur aus diesem hinteren Theil, dem Embryonalzapfen, soll der ganze Körper der Dondersia oder doch weitaus der grösste Theil desselben hervorgehen. Am Embryonalzapfen treten zunächst beiderseits der Mittellinie 3 Paare hintereinander liegender, einander dachziegelförmig bedeckender Spicula, die noch in ihren Bildungszellen enthalten sind, auf. Sie brechen sodann nach aussen durch, und ihre Zahl vermehrt sich dadurch, dass vorn

immer neue Paare hinzutreten. Der Embryonalzapfen verlängert sich und bekommt eine ventrale Krümmung. Der Vorderkörper mit dem Velum und dem Scheitelfeld reducirt sich und erscheint schliesslich nur noch als eine Art Kragen am Vorderende des Körpers. Die Larve sinkt zu Boden und wirft den ganzen Vorderkörper mit dem Velum und dem Scheitelfeld ab. (Aehnliche Erscheinungen, Abwerfen oder Resorption von Larventheilen, die bei der Larve eine grosse Rolle gespielt, stark functionirt haben, sind im Thierreich weit verbreitet, man vergl. die Abschnitte über die Ontogenie der Würmer [z. B. Nemertinen, Phoronis etc.], der Arthropoden [z. B. Insectenmetamorphose], der Echinodermen u. s. w.).

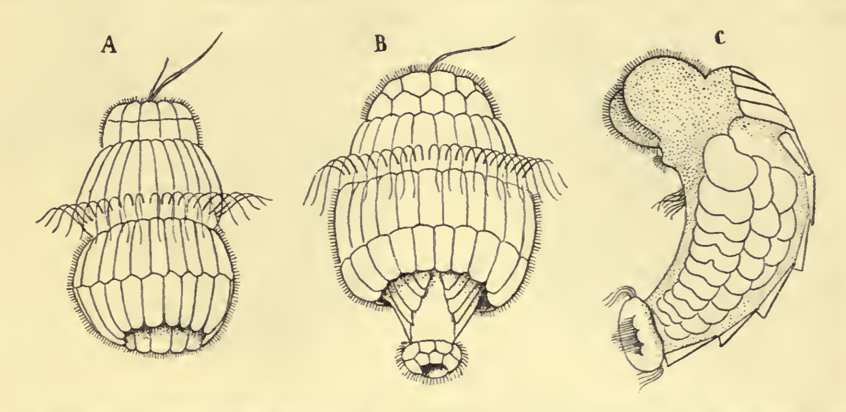


Fig. 589. **Dondersia banyulensis.** *A* 36 Stunden alte Larve. *B* 100 Stunden alte Larve. *C* Junge Dondersia unmittelbar nach der Verwandlung (7. Tag), nach PRUVOT.

Auf dem Rücken der jungen Dondersia lassen sich jetzt 7 hintereinander liegende, dachziegelförmig nur wenig übereinandergreifende Kalkplatten unterscheiden, welche aus rechteckigen, nebeneinander gelagerten Spicula bestehen (Fig. 589 C). Diese Beobachtung ist von grosser Bedeutung mit Rücksicht auf die Chitonschale, die beim erwachsenen Thier aus 8, bei der älteren Larve aber nur aus 7 Schalenstücken besteht. Sollte es sich sicher herausstellen, dass die Solenogastriden ein Chitonstadium durchlaufen, so würde dadurch die Auffassung, dass sie viel mehr specialisirte Thiere als die Polyplacophoren und von Chiton-ähnlichen Formen abzuleiten sind, eine fast entscheidende Stütze erhalten.

Ausser den 8 dorsalen Kalkplatten besitzt die junge Dondersia noch zahlreiche kreisförmige Kalkspicula, welche die Seitentheile bedecken, Die Bauchseite ist nackt. Ein Mund fehlt noch, die Entodermmasse ist noch nicht hohl, jederseits zwischen Entoderm und Haut findet sich ein solider Mesodermstreifen.

B) Gasteropoda.

Wir wählen zur Darstellung der Gasteropodenentwickelung die neuerdings wieder sehr genau untersuchte Entwickelung von Paludina vivipara (Fig. 590—592), welche im Innern des Mutterthieres verläuft. Das Ei ist relativ arm an Nahrungsdotter. Durch Invagination bildet sich eine Coelogastrula, deren Blastoporus das Hinterende des Keimes bezeichnet und zum After wird. Es bildet sich kein Proctodaeum.

Der ganze Darm vom Magen bis zum After geht aus dem Entoderm hervor. Das Mesoderm legt sich als ventrale hohle Ausstülpung des Urdarmes an, welche sich bald vom Darme losschnürt und als eine nach vorn in zwei Zipfel auslaufende Blase zwischen Darm und Ectoderm in der Furchungshöhle liegt (Fig. 590 A, B, C). Diese Blase dehnt sich rechts und links um den Darm herum nach dem Rücken aus, um den Darm schliesslich dorsalwärts ganz zu umwachsen. Ihre äussere Zellwand, welche sich dem Ectoderm anlegt, stellt das partietale, die innere Wand, welche sich dem Darm anlegt, das viscerale Blatt des Mesoderms dar. Rasch lockert sich der Zusammenhang der Mesodermzellen (Fig. 590 D); sie nehmen Spindelgestalt an und erfüllen schliesslich als ein zelliges Maschenwerk die Furchungshöhle.

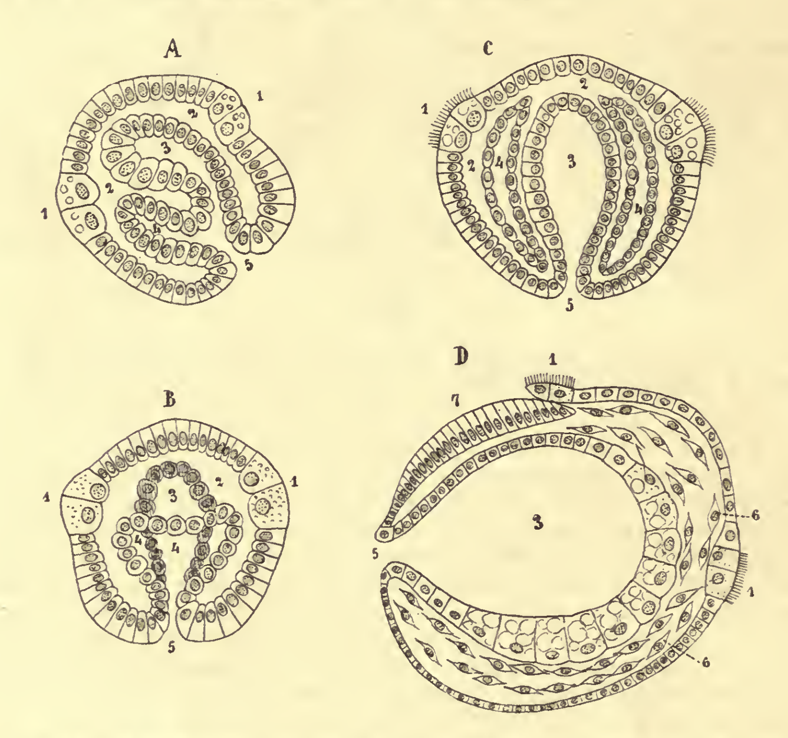


Fig. 590. **Entwickelung von Paludina vivipara, nach v. Erlanger. *A* und *B* Stadium nach der Gastrula, mit Anlage des Mesoderms und Coeloms als Ausstülpung des Urdarms. *A* Im medianen optischen Längsschnitt. *B* Im horizontalen optischen Längsschnitt. *C* Horizontaler optischer Längsschnitt durch einen Embryo, bei welchem sich der Coelomsack ganz vom Darm getrennt hat. *D* Sagittaler optischer Längsschnitt durch einen Embryo, dessen Mesoderm sich schon aufgelöst hat und in Spindelzellen zerfallen ist. 1 Velum, 2 Furchungshöhle, 3 Urdarm, 4 Coelom, 5 Blastoporus, 6 Mesodermzellen, 7 Schalendrüse.**

Inzwischen ist das Velum aufgetreten. Dorsalwärts zwischen dem Velum und dem After stülpt sich die Schalendrüse ein. Der Oesophagus bildet sich durch eine Einstülpung des Ectoderms, welche sich bald mit dem Mitteldarm in Verbindung setzt. Indem sich auch eine paarige Urniere anlegt, gelangt eine typische Molluskentrochophora

zur Ausbildung, welche anfänglich ganz symmetrisch ist, und bei welcher der After hinten in der Mediane liegt.

Nachdem sich der Oesophagus gebildet hat, ballen sich jederseits unter dem Darm Mesodermzellen zu einem Zellhaufen zusammen, in welchem bald eine Höhlung auftritt. So entstehen zwei „Säcke, welche in der Mittellinie zusammenrücken, bis sie aneinanderstossen und zu einem einheitlichen verschmelzen, dessen paariger Ursprung noch eine Zeit lang durch ein mittleres Septum documentirt wird. Der auf solche Weise ent-

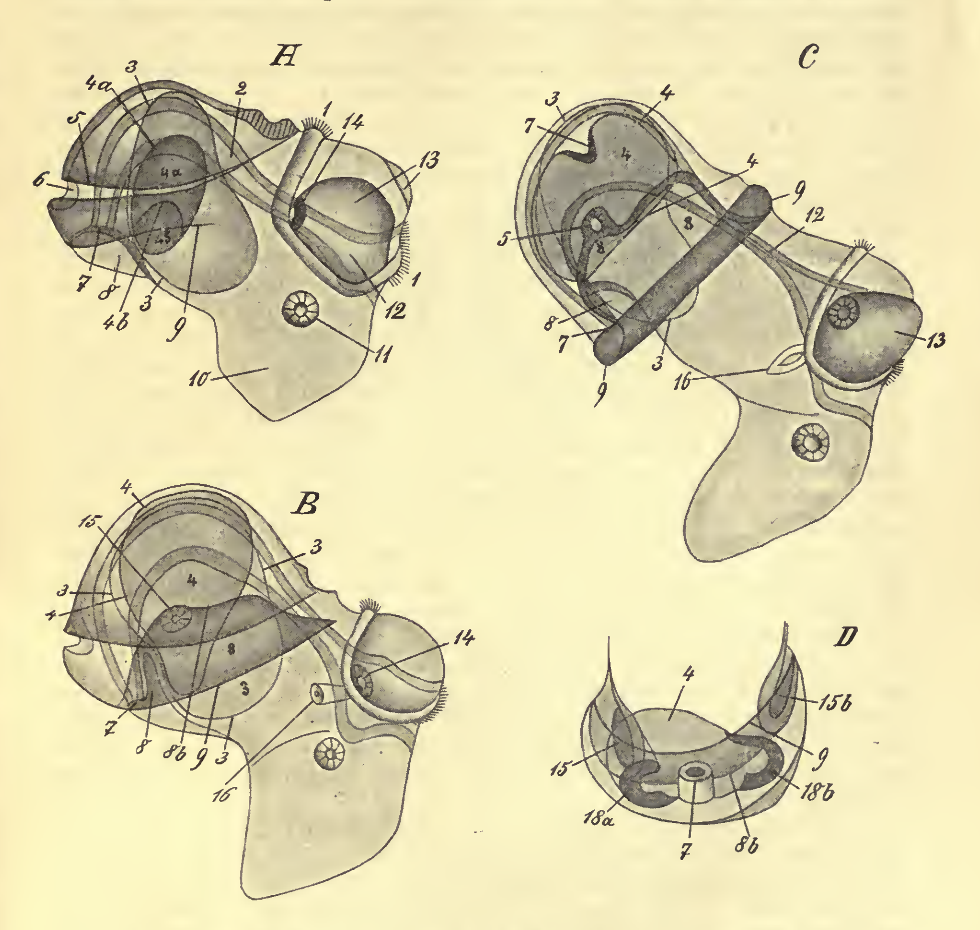


Fig. 591. **Entwickelung von Paludina vivipara**, nach v. Erlanger. *A* Ansicht von der rechten Seite eines Embryo, bei welchem das Pericard durch ein Septum in zwei Theile getheilt ist. *B* Dieselbe Ansicht eines etwas älteren Embryo mit einheitlichem Pericard. *C* Dieselbe Ansicht eines älteren Embryo, bei welchem die erste Anlage des Herzens aufgetreten ist. *D* Ventrale Ansicht des Hinterendes eines Embryos, bei welchem die Asymmetrie des Eingeweidesackes aufzutreten beginnt. Der After liegt noch median, aber die Mantelhöhle ist rechts (in der Figur links) schon tiefer. 1 Velum, 2 Mitteldarm, 3 Verdauungsdrüse (Leber), 4 Pericard, 4*a* und 4*b* die durch ein Septum getrennten Abtheilungen des Pericards, 5 freier Rand der Schale, 6 Schalenfalz, 7 After, 8 Mantelhöhle, 8*b* Grund der Mantelhöhle = Basis der Mantelfalte, 9 freier Rand des Mantels, 10 Fuss, 11 Gehörorgan, 12 Schlund, 13 Kopffühler, 14 Auge, 15 Ausführungsgang des (anfänglich) rechten Nephridiums, 15*b* rudimentärer Ausführungsgang der (anfänglich) linken Niere, 16 Urniere, 17 Herzanlage, 18*a* rechte, 18*b* rudimentäre linke Niere.

standene Sack ist der Herzbeutel". Fig. 591 A stellt einen etwas weiter entwickelten Embryo von der rechten Seite gesehen dar. Unter und hinter dem Munde erkennt man schon die vorragende Fussanlage, an welcher rechts und links durch Einstülpung des Ectoderms die Gehörblase entstanden ist. Im Scheitelfeld stellt rechts und links eine Hervorragung die Anlage der Fühler dar, an deren Basis die Anlagen der Augen als Ectodermgruben auftreten. Die Schalendrüse hat eine Schale abgesondert. Durch stärkeres Wachsthum des von der Schale bedeckten Körpertheils ist der After gegen die Bauchseite verschoben. Unmittelbar hinter dem After wölbt sich das Ectoderm vor zur Anlage der Mantelfalte, so dass der After in den Grund einer noch seichten Grube, der Anlage der Mantel- oder Kiemenhöhle, zu liegen kommt. Es ist von grosser Wichtigkeit, zu constatiren, dass auf diesem äusserlich noch symmetrischen Stadium die Mantelhöhle und der After hinten am Körper liegt. Der Vorderdarm (Oesophagus) hat sich stark verlängert. Am Magen hat sich ventralwärts die Verdauungsdrüse in Form eines weiten Sackes ausgestülpt, steht aber mit ihm noch durch eine weite Oeffnung in Verbindung. Das Pericard, welches immer noch die Scheidewand zeigt, hat sich schon etwas von unten auf die rechte Seite des Magens verschoben. Es erfolgt nun die Anlage des definitiven Nephridiums in folgender Weise (Fig. 591 D). In jedem Abschnitt des Pericards (der linke ist kleiner als der rechte) bildet sich eine Ausstülpung der Pericardwand. Die rechte Ausstülpung wird zum secernirenden Abschnitt der bleibenden Niere, der linke bildet sich zurück, muss aber als ein vorübergehend auftretendes Rudiment der (ursprünglich) linken Niere betrachtet werden. Die unter dem Pericard gelegene Mantelhöhle dringt rechts und links pericardwärts in Form eines Zipfels vor. Der fortwachsende rechte Zipfel setzt sich mit der Anlage der rechten Niere in Verbindung und bildet den Ausführungsgang derselben. Der linke wächst nicht weiter und verbindet sich nicht mit dem linken Nierenrudiment.

Ein weiteres Stadium ist in Fig. 591 B von der rechten Seite abgebildet. Die wichtigsten Veränderungen sind: Die Augengrube hat sich als Augenblase abgeschnürt. Die Mantelfalte ist weiter nach vorn gewachsen und rechtsseitig tiefer geworden. Das einheitliche Pericard ist ganz auf die rechte Seite des Magens gerückt und findet sich über dem nach vorn und unten umbiegenden Enddarm. Der Körper ist schon asymmetrisch.

Auf dem folgenden Stadium, Fig. 591 C, ist die hintere und dorsale Körperregion schon deutlich vom Körper abgesetzt als Eingeweidebruchsack; die diese Region bedeckende Schale hat sich bedeutend vergrössert. Die Mantelfalte ist viel breiter und die Mantelhöhle viel tiefer geworden und liegt grösstentheils auf der rechten Körperseite. Die schlingenförmige Krümmung des Darmes ist viel mehr ausgesprochen. An der hinteren und dorsalen Seite des Pericards senkt sich die Pericardwand in Form einer Rinne ein, die sich bald zu einem Rohre schliesst, der Anlage des Herzens. Die beiden Oeffnungen der Röhre, an welchen die Herzwand in die Pericardwand übergeht, communiciren mit der Leibeshöhle. Die Herzröhre schnürt sich in der Mitte ein, ihr vorderer Abschnitt wird zum Vorhof und Anfang der Kiemenvene, ihr hinterer Abschnitt zur Herzkammer und zum Anfang der Körperaorta.

Fig. 592 A zeigt einen etwas älteren Embryo, welcher schon die Gestalt der erwachsenen Schnecke besitzt. Das Velum ist reducirt; eine ventrale

Ausbuchtung des vorderen Schlundabschnittes stellt die Anlage der Radulascheide dar. Herzkammer und Vorhof sind deutlich unterscheidbar. Am Fusse hat eine Ectodermeinsenkung das junge Operculum gebildet. Die rechtsseitige Mantelhöhle, in welche der Enddarm mündet, erstreckt sich jetzt auch nach links auf die Vorder- und Dorsalseite des scharf abgesetzten Eingeweidesackes. Die Kieme tritt in Gestalt von Höckern an der Innenfläche der Mantelhöhle auf, das Osphradium links von der Kieme als ein ectodermaler Höcker.

Fig. 592 B zeigt uns endlich einen Embryo, bei welchem die Mantelhöhle schon die vorderständige Lage am Eingeweidesack eingenommen hat. Ctenidium und Osphradium haben sich weiter entwickelt. Das

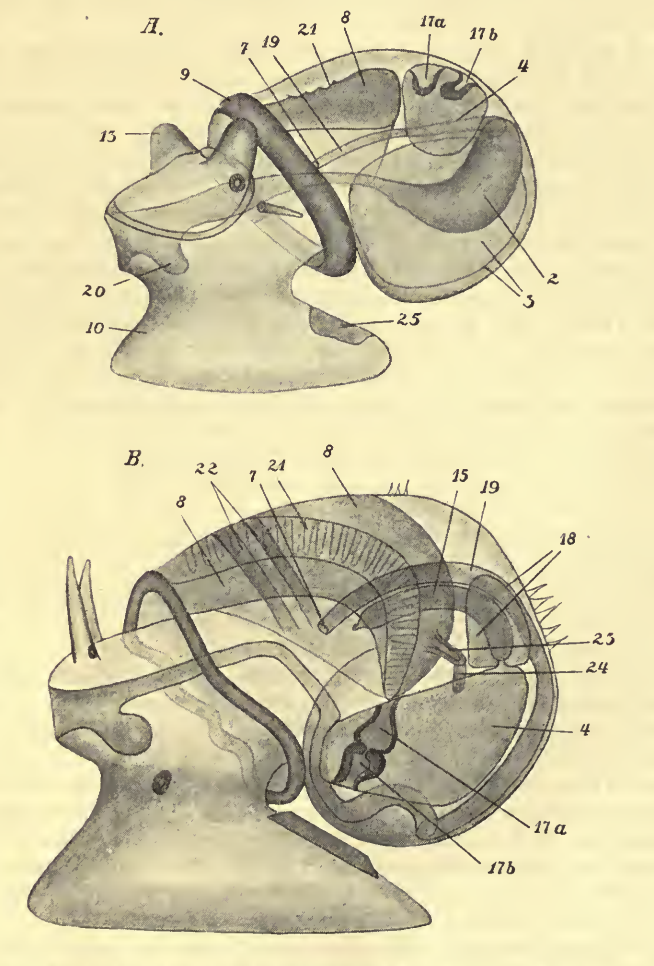


Fig. 592. **Entwickelung von Paludina vivipara**, nach v. Erlanger. ***A*** Ansicht eines Embryo, bei welchem die erste Anlage der Kieme aufgetreten ist. ***B*** Ansicht eines nahezu reifen Embryos. Beide Ansichten von der linken Seite. Bezeichnungen wie in Fig. 591. Ferner: 17*a* Vorhof, 17*b* Kammer des Herzens, 18 Nephridium, 19 Enddarm, 20 Anlage des Radulasackes, 21 Kiemenanlage, 22 Osphradium (Spengel's Organ), 23 Anlage des Geschlechtsganges, 24 Anlage der Gonade.

Velum ist nur noch auf Schnitten als reducirtes Organ nachweisbar. Das Stadium ist wichtig wegen der Anlage der Geschlechtsorgane, die in beiden Geschlechtern identisch ist. Eine Ausstülpung der (mesodermalen) Herzbeutelwand, welche sich von dieser sondert, stellt die Anlage der Gonade dar, während eine dieser entgegenwachsende Ausstülpung des Grundes der Mantelhöhle die (ectodermale) Anlage des Geschlechtsleiters darstellt. Letzterer entsteht auf der einen Seite des Afters in derselben Weise, wie der Ausführungsgang der bleibenden Niere auf der anderen Seite, und es bestätigt somit die Ontogenie die Vermuthung, zu der wir auf vergleichend-anatomischem Wege (pag. 816) gekommen sind, dass der Geschlechtsleiter der Monotocardier einem Theil der rechten, ursprünglich und beim jungen Embryo linken (bei den Monotocardiern scheinbar fehlenden) Niere der Diotocardier entspreche.

Die Gefässe entstehen sehr frühzeitig als Lückenräume zwischen Mesoderm und Ectoderm resp. Entoderm, welche von Mesodermzellen umwachsen werden und erst secundär mit dem Herzen in Verbindung treten.

Alle Ganglien des Nervensystems: die Cerebral-, Pleural-, Pedal- und Parietalganglien und das Visceralganglion entstehen gesondert voneinander als Ectodermverdickungen, die sich vom Ectoderm durch Delamination abschnüren. Erst secundär treten sie durch auswachsende Nervenfasern miteinander in Verbindung. Die Parietalganglien speciell entstehen rechts und links am Mittelkörper, rücken aber bald, bei der Verschiebung der Organe des Eingeweidesackes, das eine über, das andere unter den Darm. Die Anlage des Visceralganglions soll dorsal vom Enddarm auftreten und erst später unter denselben zu liegen kommen.

Die hier kurz citirten Beobachtungen über die Entwickelung von Paludina sind nach vielen Richtungen von grösster Bedeutung, indem sie die Resultate der vergleichend-anatomischen Forschung auf das unzweideutigste erhärten. Wir heben noch Folgendes hervor:

1) Die Art der Entstehung des Pericards ist der Auffassung desselben als einer secundären Leibeshöhle sehr günstig. Von Wichtigkeit ist, dass das Pericard, anfänglich paarig, durch eine später schwindende Scheidewand in zwei seitliche Hälften getrennt ist.

2) Die Thatsache, dass die Gonade als eine Ausstülpung des Pericards sich anlegt, erhärtet die vergleichend-anatomisch gewonnene Ansicht, dass auch die Gonadenhöhle eine secundäre Leibeshöhle ist.

3) Der After und die Mantelhöhle liegen anfänglich symmetrisch hinten am Körper und kommen erst durch asymmetrisches Wachsthum zuerst auf die rechte Seite des Eingeweidesackes und schliesslich an seine Vorderseite zu liegen.

Die Entwickelung der übrigen Gasteropoden wollen wir nicht eingehend besprechen. Wir verweisen auf das Litteraturverzeichniss. Im Allgemeinen ist der Nahrungsdotter im Ei etwas reichlicher vorhanden als bei der lebendig gebärenden Paludina, wo die überaus geringe Menge desselben offenbar mit den günstigen Ernährungsbedingungen der Embryonen in Zusammenhang steht.

Der Blastoporus entspricht der Lage nach der Stelle des späteren Mundes, oft, vielleicht sogar in der Mehrzahl der Fälle, bleibt er offen, wobei aber doch der Oesophagus durch Einsenkung von Ectodermzellen entsteht.

Die Anlage des Mesoderms bei Paludina, in Form einer Ausstülpung des Urdarmes, steht bis jetzt bei den Mollusken vereinzelt da. Sie steht

wohl mit der Dotterarmuth in Zusammenhang. Bei den übrigen Gasteropoden nimmt das Mesoderm in schon für die anderen Mollusken beschriebener Weise seinen Ursprung aus zwei symmetrischen, grossen Urmesodermzellen am hinteren Rande des Blastoporus, die mehr das Aussehen von Entoderm- als von Ectodermzellen haben und frühzeitig in die Furchungshöhle rücken.

Ueberall bildet sich eine Veligerlarve, d. h. eine Trochophora mit Molluskencharakteren: 1) der dorsalen Schalendrüse mit der Embryonalschale, und 2) der ventralen Fussanlage.

Doch ist der Habitus dieser Veligerlarve in verschiedenen Abtheilungen oft recht verschieden, was vorwiegend mit der Ernährungs- und Lebensweise der Embryonen oder Larven zusammenhängt.

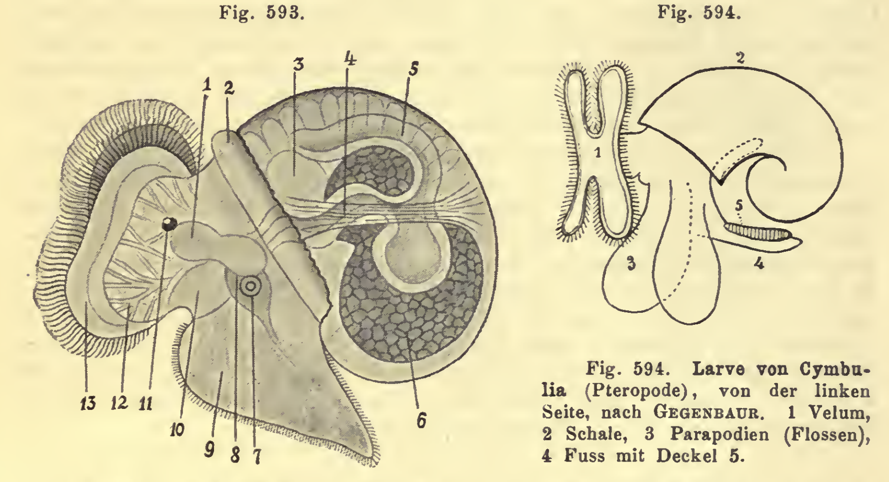


Fig. 594. **Larve von Cymbulia** (Pteropode), von der linken Seite, nach GEGENBAUR. 1 Velum, 2 Schale, 3 Parapodien (Flossen), 4 Fuss mit Deckel 5.

Fig. 593. **Larve von Oncidium celticum**, von der linken Seite, nach JOYEUX-LAFFUIE. 1 Cerebralganglion, 2 Mantelrand, 3 Anlage der Gonade, 4 larvaler Schalenmuskel, 5 Enddarm, 6 Anlage der Verdauungsdrüse, 7 Gehörorgan, 8 Pedalganglion, 9 Fuss, 10 Schlund, 11 Auge, 12 verzweigte Muskelzellen des Velums, 13 Velum.

Bei den marinen Gasteropoden, also der grossen Mehrzahl der Prosobranchier (incl. Heteropoden), der Pulmonatengattung Oncidium und allen Opisthobranchiern, verlässt der Embryo frühzeitig als junge, freischwimmende Veligerlarve die Eihülle. Bei allen diesen Formen ist der präorale Wimperkranz stark ausgebildet. Meist wölbt sich der Ectodermboden des Wimperkranzes nach aussen vor, so dass dieser letztere von einem deutlichen Ringwulst getragen wird. Ja, es wächst jederseits der Ringwulst zu einem grösseren oder kleineren Lappen aus, welcher an seinem Rande die kräftigen und langen Cilien trägt und gelegentlich selbst wieder in einen oberen und unteren Lappen sich ausziehen kann. Das ist das ächte Velum der freischwimmenden Gasteropodenlarven, ihr einziges Bewegungsorgan. In seinem Inneren spannen sich von Wand zu Wand contractile Mesodermzellen (Muskelzellen) aus, die ihm einen hohen Grad von Contractilität verleihen. Bei den älteren Larven kann der Kopf mitsammt dem Velum in die Schale zurückgezogen werden.

Es ist wahrscheinlich, dass das Velum bei der Larve auch respiratorisch thätig ist, vielleicht sogar vermöge seiner Contractilität propulsatorisch für die Leibesflüssigkeit wirkt.

Bei den Süsswasser- und Landgasteropoden — sofern sie nicht lebendig-gebärend sind — verharrt der Embryo längere Zeit in der Eihülle und verlässt dieselbe erst als junge Schnecke, nachdem sich die Larvenorgane (Velum, Urniere, Kopfblase, Fussblase oder Podocyste) schon in der Eihülle zurückgebildet haben. Auch bei diesen Formen ist die im Ei enthaltene Masse von Nahrungsdotter nicht sehr ansehnlich, dagegen wird in die Eikapsel mit dem Ei eine ansehnliche Masse von Eiweiss abgelagert, welches dem sich entwickelnden Embryo zur Nahrung dient, sei es, dass es durch dessen Körperwand diffundirt oder dass es vom Embryo verschluckt wird. Die Eikapseln sind immer gross, in einzelnen Fällen, z. B. bei tropischen Landschnecken, sehr gross, bis zur Grösse kleiner Vogeleier; aber ihre Grösse wird nicht, wie etwa bei den Cephalopoden, bedingt durch die Grösse des enthaltenen Eies, sondern durch die Masse des Eiweisses, in welches das kleine Ei eingebettet ist. Die reife Eikapsel enthält in ihrem Inneren schon eine ansehnliche junge Schnecke mit wohlentwickelter Schale.

Bei den Land- und Süsswasserschnecken kann also das Velum nicht als Bewegungsorgan dienen; es ist als solches reducirt auf einen einfachen Wimperring oder auf zwei seitliche Wimperstreifen. Bei den Embryonen einzelner Landschnecken wurde es völlig vermisst. Dagegen tritt eine ursprüngliche Nebenfunction, die respiratorische und die propulsatorische, in den Vordergrund. Die Nackengegend wölbt sich nämlich sehr stark vor und bildet die bisweilen enorme Kopfblase (Fig. 595), welche regelmässige Pulsationen ausführt. In ähnlicher Weise ist häufig der hintere Fussabschnitt zu einer pulsirenden Fussblase oder Podocyste erweitert. Kopfblase und Fussblase und ähnliche „Larvenherzen“ bilden sich gegen das Ende des Embryonallebens zurück.

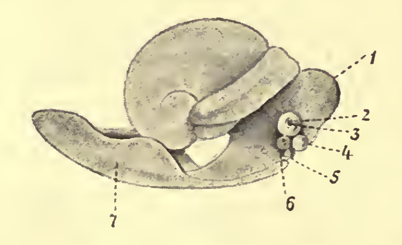


Fig. 595. **4 mm grosser Embryo von Helix Waltoni**, von der rechten Seite, nach P. und F. Sarasin. 1 Kopfblase, 2 oberer Tentakel (Augententakel), 3 Auge, 4 unterer Tentakel, 5 Mundlappen, 6 Sinnesplatte, 7 Podocyste.

Die embryonale Schale erhält sich bei den Gasteropoden entweder zeitlebens, oder sie wird frühzeitig abgeworfen und durch die Anlage der definitiven ersetzt. Bisweilen gelangt sogar eine zweite vergängliche Schale zur Entwickelung.

Es muss nochmals betont werden, dass auch die Nacktschnecken, zu welcher natürlichen Gasteropodenabtheilung sie auch gehören mögen, ein typisches Veligerstadium durchlaufen, dass sie auf den älteren Veligerstadien einen deutlich abgesetzten, aufgewundenen Eingeweidesack mit entsprechender Schale und meist auch am Hinterfuss ein Operculum besitzen.

Bei den Larven der gymnosomen Pteropoden entwickeln sich am Körper 3 postorale accessorische Wimperkränze.

C) Scaphopoda.

Ontogenie von Dentalium. Die Furchung führt zur Bildung einer Coeloblastula, und es entsteht durch Einstülpung eine Coelogastrula. Der Blastoporus liegt anfangs ganz hinten auf der Bauchseite und verschiebt sich, ganz ähnlich wie bei Chiton, nur allmählich auf der Bauchseite weiter nach vorn. Durch Einsenkung des Ectoderms entsteht das Stomodaeum, wobei aber der Blastoporus stets offen bleibt. Es bildet sich eine typische Molluskentrochophora aus, doch wurde die Urniere nicht beobachtet. Das Velum stellt einen dicken Ringwulst am Körper der gestreckt eiförmigen Larve dar. Dieser Ringwulst besteht aus drei Ringen sehr grosser Ectodermzellen, von denen jeder einen Kranz langer Wimpern trägt. Die Schalendrüse breitet sich frühzeitig aus, und ihr seitlicher Rand beginnt frühzeitig als Mantelfalte ventralwärts und nach hinten auszuwachsen. Die freien Ränder der beiden Mantelfalten verschmelzen später unter dem Körper. Der After bildet sich erst sehr spät. Besonders genau wurde untersucht die Entwickelung des Cerebral- und des Pedalganglions, sowie der Gehörorgane. Ventralwärts auf dem Scheitelfelde, vor dem Velum und hinter dem Wimperschopf bilden sich zwei symmetrische Einstülpungen des Ectoderms, die Scheitelsäcke oder Scheitelröhren. Diese Scheitelsäcke schnüren sich später vom Ectoderm ab, verlieren allmählich ihr immer enger werdendes Lumen, während ihre Wandung sich durch Zellwucherung verdickt und mehrschichtig wird. Die so entstehenden zwei Zellmassen verbinden sich in der Mittellinie vor und über dem Schlunde zum jungen Cerebralganglion. Die Otocysten entstehen jederseits an der Basis der Fussanlage als ein ectodermales Epithelgrübchen, das sich sofort in Form eines Epithelbläschens vom Ectoderm loslöst. Dicht unter den Gehörbläschen wuchern jederseits Ectodermzellen in die Tiefe und bilden jederseits eine ectodermale Zellenmasse, die sich vom Ectoderm loslöst und, in das Fussmesoderm einsinkend, mit der gegenüberliegenden Zellmasse zum jungen Fussganglion verschmilzt.

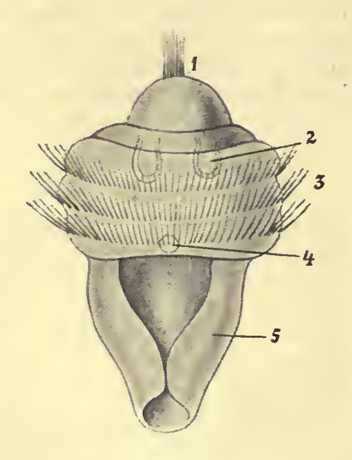


Fig. 596. 37 Stunden alte Larve von Dentalium, von hinten und unten, nach KOWALEVSKY. 1 Scheitelschopf, 2 Anlagen der Gehirnganglien (Scheitelröhren), 3 Velum, aus drei Ringsreihen von Wimpern bestehend, 4 Mund (unter dem Velarwulst verborgen), 5 Mantelfalte.

D) Lamellibranchiata.

1. Entwickelung von Teredo (Fig. 597—598). Die Furchung ist eine totale inäquale. Die Gastrulabildung geschieht durch Epibolie. Die Gastrula (Fig. 597 A, B) besteht 1) aus zwei grossen Entodermzellen (Macromeren), einer diesen dicht aufsitzenden Haube von Ectodermzellen (Micromeren) und aus zwei symmetrischen, mittelgrossen Urmesodermzellen am hinteren Rande des Blastoporus. Der Blastoporus verschliesst sich — indem die Ectodermzellen unter fortgesetzten Theilungen

die Entodermzellen vollständig umwachsen — in der Richtung von hinten nach vorn, wobei die beiden Urmesodermzellen vom Ectoderm überwachsen werden und zwischen dieses und das Entoderm zu liegen kommen (Fig. 597 C). Etwas vor der Mitte der Bauchseite entsteht durch Ectodermeinstülpung ein Blindsack, das Stomodaeum (D). Das Ectoderm hebt sich von dem zweizelligen Mesoderm ab, so dass zwischen beiden nachträglich eine Furchungshöhle, oder die primäre Leibeshöhle, auftritt. Es bildet sich ein doppelreihiger, präoraler Wimperkranz (D, E). Von den zwei grossen Entodermzellen schnüren sich durch Theilung kleinere ab. An der ganzen Oberfläche des Keimlings treten Wimpern auf, mit alleiniger Ausnahme der hinteren Rückenfläche, wo sich die cylindrisch werdenden Ectodermzellen grubenförmig zur Bildung der Schalendrüse (F) einsenken. Diese sondert als erste Anlage der Schale ein einheitliches, cuticulares Häutchen ab. Die Entodermzellen beginnen sich zu einer Darmwand zu gruppiren. Nach Anlage des ersten Schalenhäutchens verstreicht die Schalendrüse wieder, sie breitet sich aus. Es lässt sich nur noch ihr Rand als Wulst unter dem Schalenrande erkennen. Jetzt bildet das Entoderm einen hohlkugelförmigen Mitteldarm, in welchen der Oesophagus durchbricht. Von den beiden Urmesodermzellen haben sich jederseits zwei bis drei kleinere Zellen abgetheilt. Die dünne, cuticulare Schale wird durch Auftreten einer mediodorsalen Grenzlinie zweiklappig.

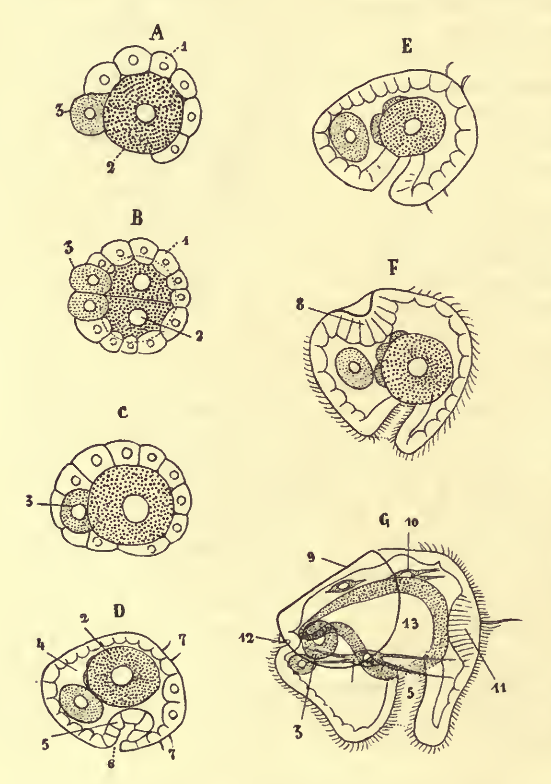


Fig. 597. *A—G* **Entwickelungsstadien von Teredo, nach** Hatschek. *A, C, D, E, F, G* **Von der rechten Seite.** *B* **Im optischen Horizontalschnitt. 1 Ectoderm, 2 Macromeren = Entodermzellen, 3 Urmesodermzellen, 4 Furchungshöhle, 5 Stomodaeum (Schlund), 6 Mund, 7 präoraler Wimperkranz, 8 Schalendrüse, 9 Schale, 10 Larvale Muskelzellen, 11 Scheitelplatte mit Scheitelschopf, 12 Analeinstülpung, After, 13 entodermaler Mitteldarm.**

Ein weiteres Stadium ist zunächst durch das Auftreten einer hinteren, kleinen Ectodermeinstülpung ausgezeichnet, welche als Proctodaeum den Enddarm und After liefert. Im Scheitelfeld ist eine Ectodermverdickung, die Scheitelplatte, entstanden, welche 3 Geisseln trägt. Einzelne Mesodermzellen werden zu Muskelzellen (Fig. 597 G).

Das nächste Stadium kann man als dasjenige der Trochophoralarve bezeichnen. Die Larve unterscheidet sich von einer typischen

Annelidentrochophora nur durch den Besitz der Schale, welche jetzt schon den grössten Theil des Körpers bedeckt, und durch den Mantel, welcher sich jederseits, zuerst hinten, als Falte gebildet hat und dessen Bildung und Wachsthum von hinten nach vorn fortschreitet. Die hinter dem Scheitelfelde gelegene Region des Körpers hat sich jederseits zu einer breiten Falte ausgedehnt, welche sich nach aussen über die Schale gelegt hat. Die Scheitelplatte ist mehrschichtig geworden, das Proctodaeum gegen den Mitteldarm durchgebrochen. Die Urmesodermzellen haben jederseits einen kurzen Mesodermstreifen erzeugt. Am Vorderende eines jeden Mesodermstreifens hat sich ein länglicher Körper mit kanalartigem, später wimperndem Lumen gebildet, welcher sich nach aussen öffnet, die Urniere. Am Mitteldarm zeigt sich die Anlage der Verdauungsdrüse als paarige, halbkugelförmige Ausstülpung. Die allgemeine Bewimperung des Körpers ist verschwunden. Es erhalten sich noch Wimpern auf der Scheitelplatte und in der Analgegend. Der doppelte, präorale Wimperkranz tritt jetzt sehr deutlich hervor, und es hat sich zu ihm noch ein postoraler Wimperkranz hinzugesellt. Die Region zwischen dem präoralen und dem postoralen Kranze langer Wimpern trägt ebenfalls Cilien und bildet eine adorale Wimperzone.

Ein weiteres Entwickelungsstadium ist in Fig. 598 abgebildet. Wir erkennen die Anlage des Pedalganglions als Ectodermverdickung auf der Bauchseite und die Anlage der Kieme in Form einer verdickten

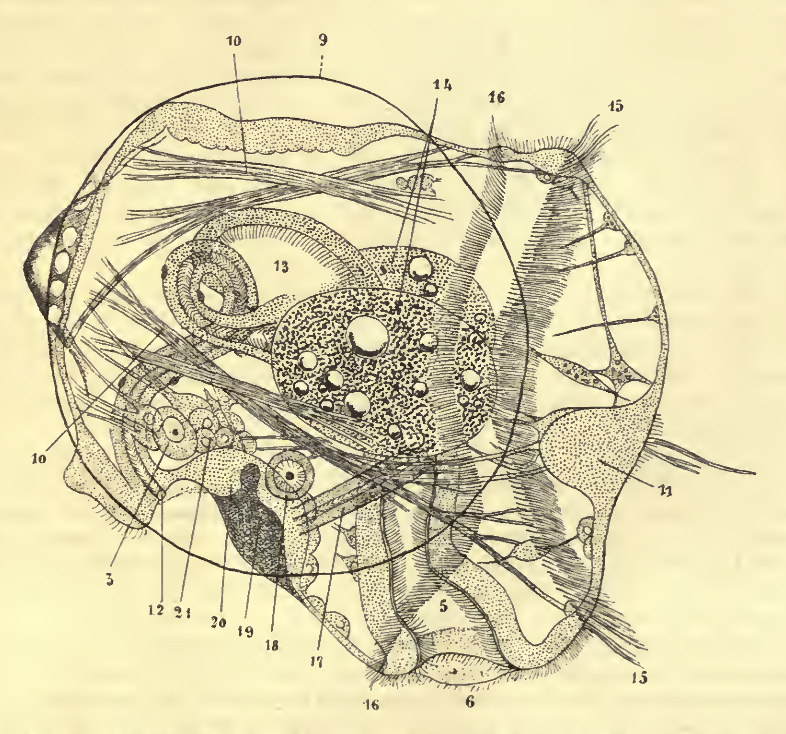


Fig. 598. **Aeltere Larve von Teredo**, von der rechten Seite, nach HATSCHEK. Bezeichnungen wie in Fig. 597; ausserdem: 14 Anlagen der Verdauungsdrüse (Leber), 15 präoraler Wimperkranz (Velum), 16 postoraler Wimperkranz, 17 Urniere, 18 Gehörbläschen, 19 Anlage des Pedalganglions, 20 Kiemenanlage, 21 Mesodermstreifen.

Epithelleiste. Der Magen hat nach hinten einen Blindsack gebildet und der enge Mitteldarmabschnitt hat sich in eine Schlinge gelegt. Durch Einstülpung des Ectoderms und nachherige Loslösung sind zwischen Mund und After die zwei Otolithen führenden Gehörbläschen entstanden. Das Mesoderm besteht aus verästelten Muskelzellen, verästelten Bindegewebszellen, den Urnieren und den noch undifferenzirten Zellen der Mesodermstreifen.

Von weiteren Entwickelungsvorgängen wurden folgende beobachtet. Die ventrale Ectodermverdickung, welche die Anlage des Pedalganglions darstellt, rundet sich ab und löst sich vom Ectoderm los, indem sie zugleich von den sich lebhaft vermehrenden Zellen der Mesodermstreifen, die sich vor ihr zu einer medianen Zellmasse vereinen, umwachsen wird. In der vorderen Bauchregion wächst das Ectoderm hervor, um mitsammt der die Hervorwölbung bewirkenden, wuchernden und sich vergrössernden medianen Masse von Mesodermzellen die Anlage des Fusses zu bilden. In der vorwachsenden Kiemenfalte brechen Kiemenspalten durch, zuerst eine einzige, dann vor dieser eine neue. Die weitere Metamorphose der Larve ist nicht bekannt.

Die Entwickelung der übrigen Meeresmuscheln verläuft ganz ähnlich wie die von Teredo, und es gelangt eine ganz übereinstimmende Larve zur Ausbildung. Alle Meeresmuscheln zeichnen sich speciell dadurch aus (Teredo, Ostrea, Modiolaria, Cardium, Montacuta etc.), dass der Wimperkranz sehr stark entwickelt ist, und dass er sogar meist von einer kragenförmigen Verbreiterung der Haut, dem Velum, getragen wird, welches in zwei seitliche Lappen getheilt ist. Das Velum kann aus der Schale vorgestreckt und in sie zurückgezogen werden und stellt, dank dem Kranz kräftiger Wimpern, den es trägt, das Bewegungsorgan dieser freischwimmenden Muschellarven dar.

Unter den Süsswassermuscheln giebt es nur eine Form, Dreissena polymorpha, deren Larven freischwimmend sind und ein gut entwickeltes Velum tragen. Diese Form soll erst in (geologisch gesprochen) jüngster Zeit aus einer Meeresmuschel zu einer Süsswassermuschel geworden sein.

Bei den übrigen Süsswassermuscheln finden sich besondere Verhältnisse. So entwickeln sich die Eier von Pisidium und Cyclas in besonderen Brutkapseln in den Kiemen des Mutterthieres und verlassen dasselbe erst als junge Muscheln. Das Trochophorastadium wird zwar noch durchlaufen, aber das Velum bleibt, als locomotorisch functionslos, rudimentär.

2. Ontogenie von Cyclas cornea (Fig. 599 und 600). Wir wollen nur die Punkte hervorheben, in denen die Ontogenie von Cyclas von derjenigen von Teredo abweicht, und solche Beobachtungen citiren, welche die an Teredo angestellten ergänzen. Die Blastula besteht aus einer Haube kleinerer Zellen (Ectodermzellen) und einem Boden von drei grossen Zellen, einer sehr grossen Urentodermzelle und zwei symmetrischen Urmesodermzellen. Die Urentodermzelle liefert durch Theilung eine Scheibe von Entodermzellen. Die beiden Urmesodermzellen werden von den Ectodermzellen überwachsen, so dass sie in die Furchungshöhle gelangen. Das Entoderm stülpt sich in der Weise ein, dass ein schlitzförmiger Blastoporus entsteht, welcher von der Gegend des späteren Mundes bis zur Gegend des späteren Afters reicht. Der Blastoporus schliesst sich vollständig. Der Oesophagus entsteht durch Ectodermeinstülpung. Es bildet sich eine Molluskentrochophora mit Schalendrüse, Fussanlage, Stomodaeum,

Magen, Mitteldarm, After, Urniere und Scheitelplatte. Das Velum ist auf ein zu Seiten des Mundes liegendes Wimperfeld (Fig. 599 A) reducirt, was damit in Zusammenhang steht, dass die Trochophora von Cyclas nicht freischwimmend ist; denn die Eier von Cyclas machen ihre ganze Entwickelung in den Kiemen der Mutterthiere durch. Oberhalb der Scheitelplatte sind die Ectodermzellen gross und flach, sie bilden eine hervorgewölbte Kopfblase. Das Mesoderm besteht: 1) aus zerstreuten Zellen, die unter dem Ectoderm der Kopfhöhle, im Fuss, am Darm und

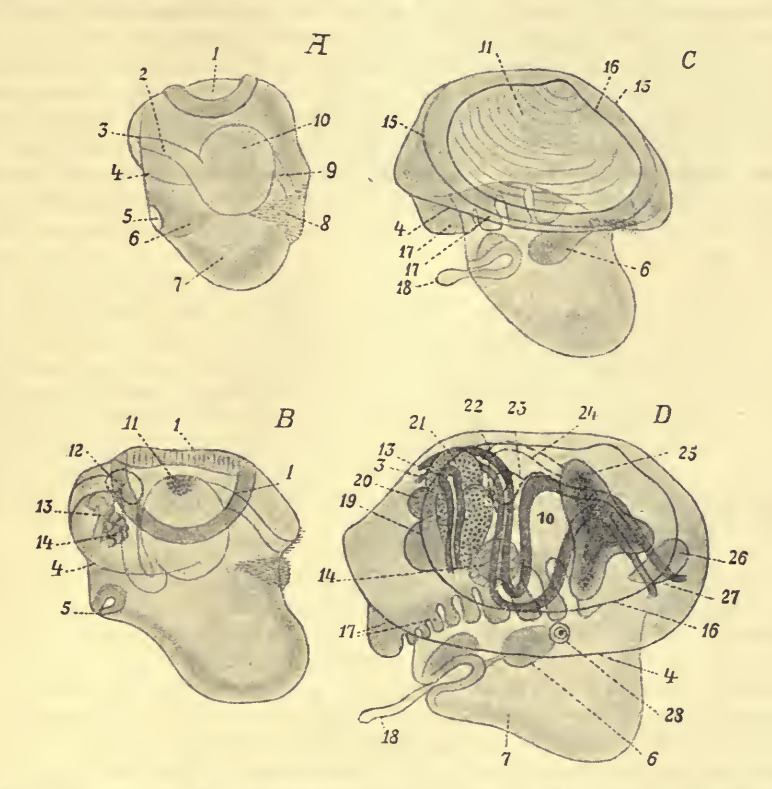


Fig. 599. *A*–*C* **Vier Entwickelungsstadien von Cyclas cornea, von der rechten Seite, nach Ziegler. 1 Schalenhäutchen, 2 Enddarm, 3 After, 4 freier Rand des Mantelwulstes oder der Mantelfalte, 5 Byssushöhle mit anliegender Byssusdrüse, 6 Anlage des Pedalganglions, 7 Fuss, 8 Velarfeld, 9 Oesophagus, 10 Magen, 11 Kalkschale, 12 Pericard. 13 Niere, 14 Anlage der Gonade, 15 Rand des Schalenhäutchens, 16 Rand der Kalkschale, 17 Kiemenanlage, 18 Byssusfaden, 19 Visceralganglion, 20 hinterer Schliessmuskel, 21 drüsiger Abschnitt der Niere, 22 laterale Wand des Pericardialbläschens, 24 mediane Wand des Pericardialbläschens, 25 Verdauungsdrüse (Leber), 26 Cerebralganglion, 27 Mund, 28 Gehörbläschen.**

namentlich am Oesophagus liegen, wo sie schon zu Muskelzellen umgebildet sind, und 2) aus zwei Mesodermstreifen, welche zu Seiten des Darmes liegen. Die Pedalganglien entstehen zusammen mit der paarigen Anlage der Byssusdrüse aus Verdickungen des Ectoderms am Hinterende des Fusses. Die Gehörbläschen entstehen durch Einstülpung des Ectoderms. Der Mantel legt sich von hinten nach vorn fortschreitend als ein Wulst an, der immer weiter ventralwärts herunter-

wächst. Zugleich breitet sich die sich abflachende, an ihrem Rande das zarte Schalenhäutchen absondernde Schalendrüse aus. Unter dem Schalenhäutchen tritt jederseits, von einem kleinen, runden Bezirk seitlich von der dorsalen Medianlinie ausgehend, die Anlage der definitiven Schalenklappe auf (B). Die Verdauungsdrüse (Leber) legt sich als zwei seitliche, kugelige Ausstülpungen der Magenwand an. Die Gonaden entstehen aus grösseren und auch sonst differenten Zellen der Mesodermstreifen, welche sich sehr frühzeitig unterscheiden lassen. Im vorderen und dorsalen Theile eines jeden Mesodermstreifens umgrenzt eine Gruppe von Mesodermzellen einen anfangs kleinen Hohlraum, welcher immer grösser wird. Die so gebildeten zwei Bläschen, deren Hohlraum die secundäre Leibeshöhle darstellt, liefern das Pericard. Hinter ihnen gruppiren sich Mesodermzellen so, dass jederseits ein Strang, und aus diesem durch Auftreten eines Lumens ein Kanal, die Anlage des Nephridiums, entsteht, welches sich sofort mit dem Pericardialbläschen in offene Verbindung setzt und, ectodermwärts weiter wachsend, sich bald auch nach

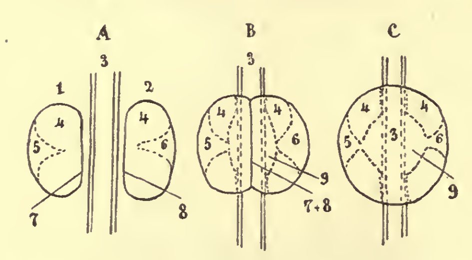


Fig. 600. *A—C* Schematische Darstellung der Entwickelung des Pericards und Herzens von Cyclas cornea, nach der Darstellung von Ziegler. 1 und 2 Die beiden seitlichen Pericardialbläschen, 3 Enddarm, 4 Pericardialhöhle, 5 und 6 Einstülpungen der lateralen Pericardwand = Anlagen der beiden seitlichen Vorhöfe, 7 und 8 mediale Wände der beiden seitlichen Pericardialbläschen, bei *B* theilweise zu einem medianen Septum verschmolzen (über und unter dem Darm), welches in *C* verschwunden ist, 9 Anlage der Herzkammer.

aussen öffnet. Die beiden Pericardialbläschen verlängern sich nach hinten und oben. Ein jedes zerfällt durch eine Einschnürung in zwei hintereinander liegende Bläschen, die aber dorsalwärts miteinander communiciren (Fig. 600 A). Die beiden pericardialen Doppelbläschen wachsen einander über dem Enddarm entgegen, um schliesslich in der dorsalen Medianebene zu verschmelzen (B). In ähnlicher Weise verschmelzen sie unter dem Enddarm. Die innere Wand der Pericardialbläschen wird zur Wandung der Herzkammer (C), die laterale zur Wand des Vorhofes. An der Stelle der Einschnürung des jederseitigen Pericardialbläschens bildet sich die Communicationsspalte zwischen Vorhof und Herzkammer und die Atrioventricularklappe.

Das Visceralganglion entsteht am hinteren Ende der Mantelrinne aus einer Ectodermverdickung. Die Pleurovisceralconnective bilden sich wahrscheinlich in ihrer ganzen Länge durch Abschnürung vom Ectoderm. Die Kieme entsteht jederseits als eine Falte am dorsalen Rand der inneren Mantelfläche. Ihre Bildung schreitet von hinten nach vorn fort. Von vorn nach hinten treten an der Kiemenfalte von unten nach oben ziehende Rinnen auf, und zwar sowohl an der Innen- wie an der Aussenfläche und so, dass sie einander gegenüberliegen. Die inneren und äusseren Rinnen stossen zusammen, verschmelzen, und an ihrer Verschmelzungsstelle entstehen durch Durchbruch Spalten.

3. Die Entwickelung der Unioniden (Anodonta, Unio) wird stark beeinflusst durch die parasitische Lebensweise ihrer Larven.

Die befruchteten Eier gelangen in das äussere Kiemenblatt der Kiemen der Weibchen, wo sie ihre erste Entwickelung durchmachen. Die Furchung führt zur Bildung einer Coeloblastula, an welcher sehr frühzeitig die Anlage der Schalendrüse als ein eingekrümmtes Schild grosser und hoher Zellen der Wandung der Blastula auftritt. Die Bildung des Urdarmes erfolgt — was wohl mit der späteren parasitischen Lebensweise der Larve im Zusammenhange steht — sehr spät und zwar durch Invagination. Schon bevor diese Invagination stattfindet, hat sich das Mesoderm angelegt, dessen 2 Urzellen im Blastocöl an der Stelle liegen, wo später die Darmeinstülpung auftritt.

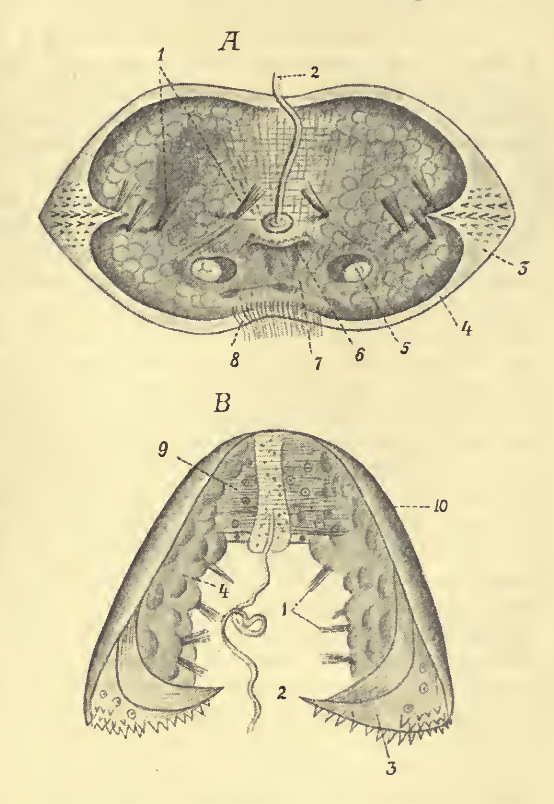


Fig. 601. Glochidium-Larve von Anodonta, aus dem äusseren Kiemenblatt des Weibchens. ***A*** Von unten bei geöffneten Schalenklappen, nach SCHIERHOLZ. ***B*** Im optischen Querschnitt, nach FLEMMING. 1 Sinnesborsten, 2 Klebfaden, 3 Schalenaufsatz, 4 Scheinmantel, 5 Seitengruben, 6 Mundbucht, 7 Fusswulst, 8 Wimperschild, 9 embryonaler Schliessmuskel, 10 Schale.

Die als Glochidium parasiticum bezeichneten Embryonen haben auf dem letzten Stadium der Entwickelung, welches sie, bevor sie geboren werden, in den Kiemen der Mutterthiere erreichen, folgenden Bau (Fig. 601). Sie sind bilateral-symmetrisch, haben eine zweiklappige Schale. Jeder Schalenklappe sitzt an ihrem ventralen Rande ein dreieckiger Schalenaufsatz auf, der aussen mit kurzen Stacheln und Dornen besetzt ist. Zwischen den beiden nach innen stark concaven Schalenklappen liegt der Weichkörper, welcher die Schale von innen so auskleidet, dass seine ventrale Epithelschicht — fälschlicherweise — als Mantel bezeichnet werden konnte. Sie mag als Scheinmantel bezeichnet werden. Betrachten wir diesen Scheinmantel von unten bei aufgeklappter Schale, so sehen wir, dass er jederseits 4 mit langen Sinneshaaren ausgestattete Sinneszellen besitzt, von denen je 3 in der Nähe des Schalenaufsatzes und die vierte der Mittellinie genähert liegen. Zwischen den beiden inneren Sinneszellen in der Mittellinie ragt aus der Mündung einer Klebfadendrüse ein langer Klebfaden hervor. Hinter der Klebfadendrüse findet sich: 1) die Mundbucht; 2) eine kleine Hervorwölbung, der Fusswulst; 3) zu beiden Seiten die wimpernden Seitengruben und 4) zu hinterst der Wimperschild. Zwischen dem Mantel und der Schale

zieht der embryonale *Schliessmuskel* quer von der einen zu der anderen Schalenklappe. Ausserdem finden sich nur noch vereinzelte Muskelfasern und die *Mitteldarmanlage* als ein Epithelbläschen, welches sich vollständig vom Ectoderm losgeschnürt hat und ohne irgendwelche Communication mit der Aussenwelt ist.

Die so beschaffenen Embryonen werden von den Muscheln aus den Kiemen nach aussen entleert, wobei sie, die bis jetzt in die Eischalen eingeschlossen waren, frei werden. Sie lassen ihre Klebfäden im Wasser flottiren. Streichen Fische an solchen abgelegten Embryonen vorbei, so haben letztere Gelegenheit, durch Zusammenklappen der Schale vermittelst der Schalenaufsätze sich an der Fischhaut anzuklammern und die Dornen der Schalenaufsätze in sie einzubohren. Die Embryonen von Anodonta siedeln sich mit Vorliebe an den Flossen, diejenigen von Unio an den Kiemen der Fische an. Das Epithel der Fische beginnt an den inficirten Stellen zu wuchern und umwächst nach einigen Stunden den Parasiten vollständig. Eine Wucherung des embryonalen Scheinmantels jeder Schalenhälfte, der *pilzförmige Körper*, senkt sich in das Gewebe des Wirthes ein und dient wahrscheinlich zur Ernährung des Embryos. Während des endoparasitischen Lebens, das mehrere Wochen dauert, vollzieht sich die Umwandlung des Embryos in die junge Muschel. Dabei werden Larvenorgane resorbirt und dienen so ebenfalls zur Ernährung: zuerst die Sinneszellen, dann die Klebfadendrüse mit dem Reste des Klebfadens, ferner der Schliessmuskel und ganz zuletzt der Scheinmantel. Die Anlagen des definitiven Mantels und der definitiven Schale treten auf. Die Mitteldarmblase setzt sich mit der Mundbucht in Verbindung; der Fusswulst wächst zum zungenförmigen Fuss aus, und es tritt an ihm durch Epitheleinstülpung die rudimentäre Byssusdrüse auf. Während des parasitischen Lebens treten ferner, in ähnlicher Weise wie bei anderen Muscheln, auf: die Anlagen der inneren Kiemeblätter, der Verdauungsdrüse, der Nephridien, des Herzens, der Cerebral-, Pedal- und Visceralganglien und der Gehörbläschen.

Im Laufe der letzten Woche des Parasitismus wird die durch Wucherung der Gewebe des Wirthes gebildete, den Parasiten umgebende Kapselwand dünner, und schliesslich wird der Parasit durch Bersten dieser Wand frei und fällt als junge Muschel auf den Grund des Wassers. Es fehlen ihr nur noch die Geschlechtsorgane, das äussere Blatt der Kiemen und die Mundlappen.

E) *Cephalopoda.*

Ueber die Entwickelung der *Tetrabranchiata* (Nautilus) ist nichts bekannt.

Dibranchiata. Das Ei ist gewöhnlich sehr gross und enthält, ähnlich den Haifisch-, Reptilien- und Vogeleiern, eine sehr ansehnliche Masse von Nahrungsdotter. Es gehört zum Typus der *telolecithalen, meroblastischen* Eier und wird von einer Eikapsel umhüllt. (Zahlreiche Eikapseln können miteinander zu Schnüren, Strängen etc. verkittet werden.) Die partielle *Furchung* vollzieht sich demgemäss am animalen Pole des Eies und führt hier zur Bildung einer *Keimscheibe* (Blastoderm).

Ontogenie von Sepia. Das Blastoderm wächst nur sehr langsam um den Dotter herum, so dass im Bezirk der ursprünglichen Keimscheibe schon längst alle äusseren Organe des Embryos kenntlich sind, während am gegenüberliegenden Pol der Dotter noch nackt zu Tage tritt.

Mit Bezug auf das erwachsene Thier ist der Keim so zu orientiren, dass die Mitte der Keimscheibe (der animale Pol) dorsal liegt, der obersten Spitze des Eingeweidesackes entspricht, während die Nahrungsdottermasse eine ventrale Lage hat.

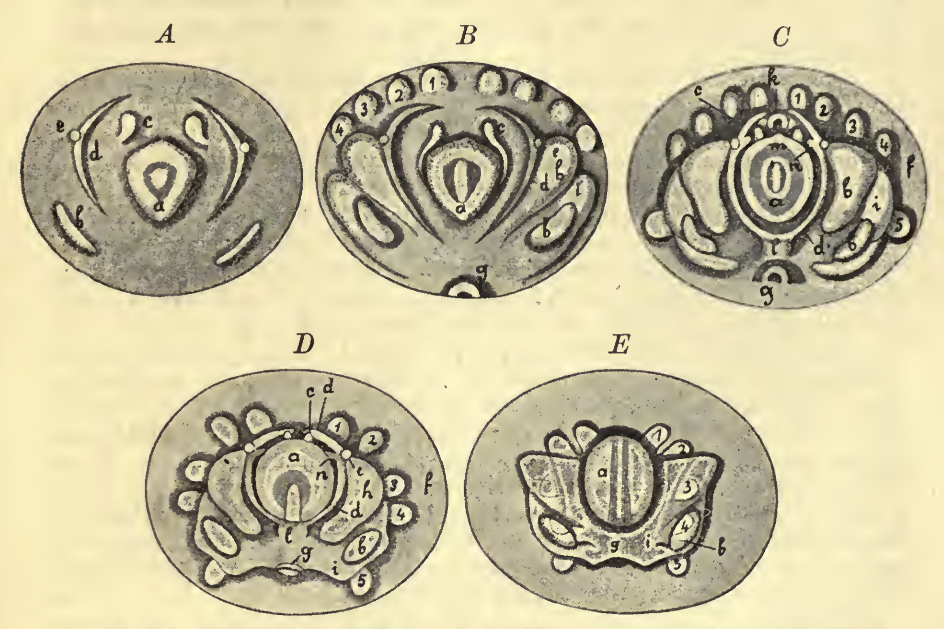


Fig. 602. Ontogenie von Sepia, nach KOELLIKER. *A—E* Fünf Entwickelungsstadien. Man sieht die dem Dotter aufliegende Keimscheibe von ihrer freien Oberfläche, deren Centrum der dorsalen Spitze des Eingeweidesackes der erwachsenen Sepia entspricht. Die Vorderseite des Embryos ist in den Figuren nach unten gekehrt. *a* Eingeweidesack mit Mantel, *b* Augenanlagen, *c* Kiemenanlagen, *d* Trichterhälften, *e* Anlage des Trichterknorpels des Mantelschliessapparates, *f* peripherer Theil des Blastoderms, welcher, den Dotter allseitig umwachsend, den Dottersack bildet, *g* Mund, *h* hinterer Kopflappen, *i* vorderer Kopflappen, *k* After, 5 vorderes oder erstes Armpaar, 4, 3, 2, 1 zweites, drittes, viertes und hinterstes Armpaar.

Stadium I (Fig. 602 A). An der Keimscheibe tritt in der Mitte eine oval-rhombische Hervorwölbung auf, die Anlage des Eingeweidesackes und Mantels. Vor dieser jederseits ein bohnenförmiges Hügelchen, die Anlage des Auges. Jederseits hinter dem Auge zieht sich eine langgestreckte, schmale, leistenförmige Erhabenheit im Bogen nach hinten. Ungefähr in der Mitte ihrer Länge bildet sich dicht an ihrer Aussenseite ein kleiner Höcker, die Anlage des Trichterknorpels. Der vor diesem Höcker gelegene Theil der Längsleiste wird zu dem vom Trichter zum Nackenknorpel gehenden Muskel, der hintere Theil (welcher hinter dem Mantel liegt) stellt die paarige Anlage des Trichters selbst dar. Zwischen den beiden Trichteranlagen, hinter dem Mantel, erheben sich symmetrisch zwei weitere Höcker, die Anlagen der Kiemen. Eine Grube im Centrum der Anlage des Eingeweidesackes wurde als Anlage einer Schalendrüse (?) gedeutet.

Stadium II (Fig. 602 B und 603 A). Die erwähnten Anlagen wölben sich stärker vor und heben sich deutlicher ab. Als Höcker treten an der Aussen- und Hinterseite der Trichteranlagen zuerst die

Anlagen der beiden hinteren Armpaare, dann die Anlagen eines dritten und vierten Paares auf. Es zeigt sich die erste Andeutung des Kopfes jederseits in Form einer doppelten, grösseren Anschwellung. Jederseits trägt die äussere und vordere Kopfanschwellung die Augenanlage. Der Embryo bedeckt sich mit Wimpern. Ganz vorn in der Medianlinie zeigt sich der Mund, d. h. die äussere Oeffnung des sich einsenkenden Stomodaeums.

Stadium III (Fig. 602 C). Die ganze Embryonalanlage hat sich dorsalwärts mehr hervorgewölbt und vom Dotter abgesetzt. Am Dotter hat sich das Blastoderm, bestehend aus 2 Schichten, dem Ectoderm aussen und der Dotterhaut innen, weiter gegen den ventralen (vegetativen) Pol ausgebreitet. Am hinteren Rande der Anlage des Eingeweidesackes ist die Mantelfalte schon derart vorgewachsen, dass sie eine kleine Mantelhöhle und theilweise schon die Kiemenanlagen bedeckt. In dem Raume zwischen den Kiemen und den Trichteranlagen hat sich durch Einstülpung das Proctodaeum gebildet, dessen Oeffnung, der After, zu erkennen ist. Es zeigt sich die Anlage des fünften Armpaares.

Stadium IV (Fig. 602 D und 603 F, G). Der Eingeweidesack ist gewölbter. An seiner Basis besitzt er ringsherum einen freien Mantelrand. Die Kiemen sind tiefer in die vergrösserte hinterständige Mantelhöhle hineingerückt. Auch die Trichteranlagen liegen jetzt dicht am Mantel, sie haben sich hinten bis fast zur Berührung genähert. Die Armanlagen sind von hinten weiter nach vorn um die Kopfanlagen herum gerückt. Indem sich die ganze Embryonalanlage wieder stärker emporgewölbt und vom Dotter deutlicher abgesetzt hat, rücken die Armanlagen näher aneinander und unter die Kopfanlagen. Der After ist schon von der Mantelfalte bedeckt.

Stadium V (Fig. 602 E und 603 B, H). Indem sich die Arme unter den Kopfanlagen, die selbst von beiden Seiten her miteinander verschmolzen sind, einander noch mehr (gegen die Axe des ganzen Keimes zu) genähert haben, bilden sie jetzt schon einen ziemlich engen Kranz auf der Bauchseite des Embryos, derart, dass bei der Betrachtung von der Rückenseite einige von ihnen vom Kopfe verdeckt erscheinen. Die Folge davon ist ferner, dass sich jetzt der Embryo, der schon als junge Sepia kenntlich ist, vom darunterliegenden Dotter scharf abgeschnürt hat. Die Trichteranlagen sind an ihrem freien Rande miteinander verschmolzen und ganz ins Innere der Mantelhöhle gerückt.

Stadium VI (Fig. 603 C). Die Anlagen des Kopfes und der Arme haben sich jetzt zum Kopffuss angeordnet. Der Embryo stellt jetzt etwas vom Dotter durchaus Besonderes dar und hängt nun an demselben, statt, wie früher, auf ihm zu liegen. Das Blastoderm umwächst schliesslich den Dotter vollständig und bildet so einen Dottersack.

Dieser Dottersack ist anfänglich 4—5mal grösser als der Embryo. In dem Maasse, als der Embryo nun auf Kosten des Dotters wächst und sich weiter entwickelt, wird der Dottersack kleiner, so dass er beim Ausschlüpfen des Embryos nur noch ein Drittel so gross ist, wie dieser (Fig. 603 D).

Mit Bezug auf den Dottersack ist ferner noch zu bemerken, dass er zu keiner Zeit mit dem Darm in Communication steht. Was die Vertheilung des Dotters in dem sich entwickelnden Embryo anbetrifft, so wird die Dottermasse in dem Maasse, als sich der Embryo abschnürt, in zwei Theile geschieden, einen inneren (im Innern des Embryos liegenden) und einen äusseren (den Dottersack erfüllenden). Beide sind durch den

aus dem Kopffuss nach unten vorragenden Dottersackstiel hindurch miteinander verbunden. Der innere Dotter findet sich im Embryo in drei ungleich grossen Portionen. Die grösste erfüllt den Eingeweidesack, eine

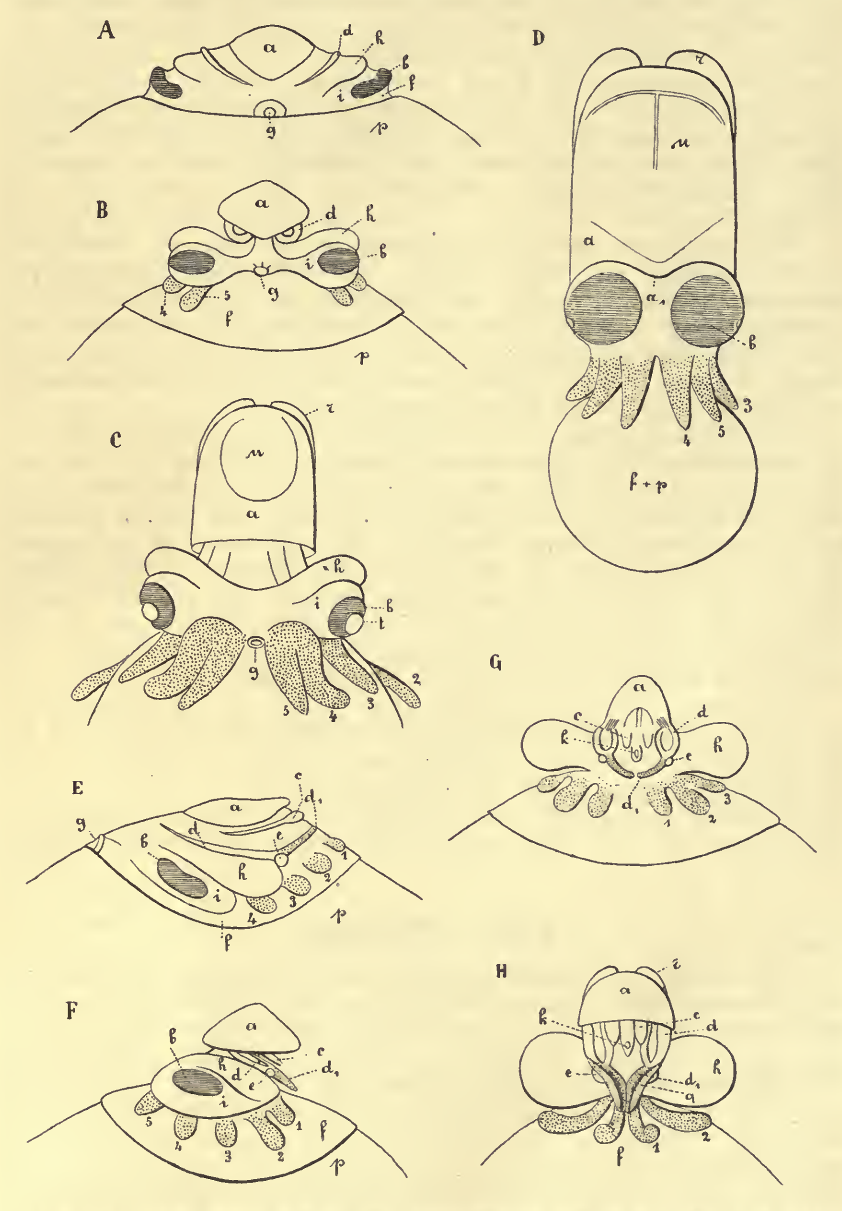


Fig. 603. Verschiedene Stadien der Entwickelung von Sepia, nach KOELLIKER. ***A***, ***B***, ***C***, ***D*** von vorn; ***E*** und ***F*** von der linken Seite; ***G*** und ***H*** von hinten. Bezeichnungen wie in Fig. 602; ferner: *d* Anlage des Trichter-Nackenmuskels (Collaris), d_1 paarige Anlage des eigentlichen Trichters, *p* Dotter, a_1 Mantelrand, *t* Augeneinstülpung?, μ Gegend der Schale oder Schulpe, *q* umgeschlagener Rand der beiden Trichteranlagen, *r* Flossen. Bei ***G*** ist die Mantelfalte in die Höhe gehoben, bei ***H*** abgeschnitten.

ansehnliche Portion erfüllt den Kopffuss; beide sind durch eine enge im Halstheil liegende Portion verbunden.

Loligo und Argonauta haben einen kleineren Dottersack, welcher frühzeitiger als bei Sepia vom Blastoderm umwachsen wird. Der Dottersack wird bei Argonauta schon ganz in den Körper aufgenommen, bevor dieser sich ventralwärts ganz verschlossen hat.

Noch geringer ist die Menge des Nahrungsdotters bei einem Cephalopoden (Ommatostrephes?), dessen Laich pelagisch flottirt. Die Furchung ist zwar auch hier eine partielle, discoidale, aber der Nahrungsdotter wird schon vom Blastoderm fast vollständig umwachsen, bevor am Keime irgendwelche Organe entwickelt sind, und es bildet sich kein äusserer Dottersack.

Wir verzichten auf eine Darstellung der Bildung der Keimblätter, der Entwickelung der inneren Organe und der inneren Differenzirung äusserlich sichtbarer Organe. Die Resultate der verschiedenen Untersuchungen sind so widersprechend und theilweise so lückenhaft, dass neue Untersuchungen dringend geboten sind. Die Entwickelung des Auges ist schon p. 750 geschildert und die Entwickelung des Enddarmes und Tintenbeutels p. 777 illustrirt worden.

Zum Schlusse mögen zwei wichtige Thatsachen aus der Entwickelung der Dibranchiaten besonders betont werden. 1) Wichtig für die Auffassung der Arme als Theile des Fusses. Die Anlagen der Arme treten hinter den Kopfanlagen auf und schieben sich erst secundär um den Kopf herum und unter denselben. Der Mund liegt aber noch auf ganz späten Stadien am Vorderende des Armkranzes (Fig. 603 C). 2) Der Trichter entsteht aus zwei seitlichen, getrennten Anlagen, die erst secundär an ihrem freien Rande verwachsen. Wichtig mit Hinblick auf die bei Nautilus zeitlebens bestehende Trennung der beiden Trichterlappen. Bezüglich der Auffassung des Trichters als Epipodium vergl. p. 691.

Es muss noch auf das Fehlen eines Velums bei den Cephalopodenembryonen hingewiesen werden. Dasselbe findet seine Erklärung in der directen Entwickelung dieser Mollusken im Innern von Eikapseln, auf Kosten einer grossen Masse von Nahrungsdotter.

Dringend nöthig sind Untersuchungen über die Entwickelung der Schale und über die Natur des als Schalendrüse bezeichneten Organes.

XXIV. Phylogenie.

Wir wollen uns hier kurz fassen. Directe Anknüpfungspunkte des Molluskenstammes an andere Abtheilungen des Thierreiches sind zur Zeit nicht bekannt. Ueber den Ursprung der Mollusken steht subjectiven Ansichten Thür und Thor offen. Unsere subjective Ansicht ist die, dass die Mollusken von turbellarienähnlichen Thieren abstammen, welche sich durch den Erwerb eines Enddarmes, eines Herzens und wenigstens theilweise Umwandlung von Gonadenhöhlungen zu einer secundären, ursprünglich paarigen Leibeshöhle von der Organisation der heute bekannten Platoden entfernt hatten. Die Uebereinstimmung im Nervensystem der niederen Mollusken (Chiton, Solenogastres, zum Theil auch Diotocardier) mit demjenigen der Platoden ist eine ganz auffällige: Strickleiternervensystem mit Hauptstämmen, welche in ihrer ganzen Länge einen Besatz von Ganglienzellen aufweisen. Pleurovisceralstränge = Seitenstränge der Platoden; Pedalstränge = ventrale Längsnervenstämme der Platoden. Wenn

eine solche hypothetische Stammform zum Schutze des Körpers eine Rückenschale, vielleicht zunächst in Gestalt einer derben Cuticula mit eingelagerten Kalkkörperchen, absonderte, so war die nothwenige Folge davon die Ausbildung der typischen Molluskenorganisation: Die Ausbildung der Schale entfremdete einen grossen Theil der Körperoberfläche der ursprünglichen respiratorischen Function und führte zur Ausbildung localisirter Kiemen, die durch das Mittel der Ausbildung einer Mantelfalte sich unter den für die nothwendig zarthäutigen Organe äusserst nützlichen Schutz der Schale begeben konnten. Schwund der Musculatur an der von der Schale bedeckten Rückenseite und damit Schwund der dorsalen Längsnervenstämme. Stärkere Ausbildung der schon bei den Planarien stärker entwickelten Musculatur der Bauchseite = Bildung des Fusses mit seiner flachen Kriechsohle. Umwandlung eines Theiles der dorsoventralen Musculatur zu einem Schalenmuskel.

Bei dieser Ableitung der Mollusken wäre die charakteristische Molluskenlarve — ohne dass wir sie auf die Annelidentrochophora zu beziehen brauchten — in folgender Weise zu erklären. Sie entspricht der Turbellarienlarve (Müller'sche Larve der Polycladen etc.), in welche Molluskencharaktere zurückverlegt sind: Schalendrüse, Schale, After, Fuss. Der präorale Wimperkranz (das Velum) der Molluskenlarve entspricht dem nämlichen Gebilde der Turbellarienlarven. Die Urniere der Molluskenlarve entspricht einem vereinfachten Turbellarien-Wassergefässsystem, während sowohl die bleibenden Nephridien, als Ei- und Samenleiter morphologisch mit Leitungswegen der Geschlechtsproducte bei den Turbellarien zu homologisiren sind.

Uebersicht der wichtigsten Litteratur.

Zusammenfassende Werke. Handbücher. Schriften allgemeineren Inhaltes. Untersuchungen, die sich über alle oder mehrere Klassen erstrecken.

Boll. *Beiträge zur vergleich. Histologie des Molluskentypus. Arch. für mikr. Anat. Supplementband.* 1869.

H. G. Bronn. *Die Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Bd. III: Malacozoa. I. Malacozoa acephala.* 1862. *II. Malacozoa cephalophora, von W. Keferstein.* 1862—1866.

G. Cuvier. *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris* 1817.

G. B. Deshayes. *Traité élémentaire de Conchyliologie. 3 vol. Paris* 1839—1857.

Derselbe. Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie). 1848.

Eydoux *et* **Souleyet.** *Voyage autour du monde sur la corvette la Bonite. Histoire naturelle: Zoologie. Paris* 1852.

Paul Fischer. *Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique. Histoire naturelle des Mollusques vivants et fossiles. 2 vol. Paris* 1887.

H. von Jhering. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig* 1877.

Keber. *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichthiere. Königsberg* 1851.

E. Ray Lankester. *Mollusca, in: Encyclopaedia britannica. 9 ed. vol.* 16. 1883.

R. Leuckart. *Zoologische Untersuchungen. Heft* 3. *Giessen* 1854.

Poli. *Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome. 3 Bd.* 1791—1795.

H. Simroth. *Ueber einige Tagesfragen der Malacozoologie, hauptsächlich Convergenzerscheinungen betreffend, in: Zeitschr. Naturw. Halle.* 62. *Bd.* 1889.

J. Thiele. *Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Thiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch.* 25. *Bd.* 1891.

S. P. Woodward. *A Manual of the Mollusca. Verschiedene Auflagen.*

Amphineura.

L. Graff. *Anatomie des Chaetoderma nitidulum. Zeitschr. f. wiss. Zoologie.* 26. *Bd.* 1876.
Derselbe. Neomenia und Chaetoderma. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 28. *Bd.* 1877.
B. Haller. *Die Organisation der Chitonen der Adria. Arb. aus dem zool. Instit. in Wien. I. Theil, Bd.* 4, 1882; *II. Theil, Bd.* 5, 1883.
G. A. Hansen. *Anatom. Beskrivelse of Chaetoderma nitidulum. Nyt magaz. for naturvidenskab. Bd.* 22. 1877.
Derselbe. Neomenia, Proneomenia und Chaetoderma, in: Bergen. Mus. Aarster. f. 1888.
J. Heuscher. *Zur Anatomie und Histologie von Proneomenia Sluiteri, unter der Presse.*
A. A. W. Hubrecht. *Proneomenia Sluiteri. Niederl. Arch. für Zool. Suppl.-Band I.* 1881.
Derselbe. A contribution to the morphology of Amphineura. Quart. Journal Microsc. Soc. vol. 22. 1882.
Derselbe. Dondersia festiva gen. et spec. nov., in: Donders Festbundel. Nederl. Tijdschr. Geneesk. 1888.
J. Koren *und* **D. C. Danielssen.** *Descriptions of new species belonging to the genus Solenopus, with some observations on their organisation. Ann. Nat. Hist.* (5) *vol.* 3, 1879.
A. Kowalevsky *und* **A. F. Marion.** *Contributions à l'histoire des Solénogastres ou Aplacophores, in: Ann. Mus. H. N. Marseille. Tome* 3. 1889.
A. Th. v. Middendorff. *Beiträge zu einer Malacozoologia rossica. I. Beschreibung und Anatomie neuer oder für Russland neuer Chitonen. Mém. de l'Acad. St. Pétersbourg. tome VI.* 1849.
G. Pruvot. *Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France, in: Archives de Zoologie expérim.* 2°. *vol.* 9. 1891.
A. Sedgwick. *On certain points in the anatomy of Chiton. Proceed. Roy. Soc. No.* 217. *Dec.* 1881.
T. Tullberg. *Neomenia a new genus of invertebrate animals. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd.* 3. 1875.
Axel Wirén. *Studien über die Solenogastres. I. Monographie des Chaetoderma nitidulum Lovén, in: Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. vol.* 24. *Stockholm* 1892.
Ausserdem Arbeiten von van Bemmelen, Dall, Pelseneer etc.

Gasteropoda.

Alder *und* **Hancock.** *A monograph of the British Nudibranchiate Mollusca. London* 1850—1851.
R. Bergh. *Beiträge zu einer Monographie der Polyceraden, I. II. III., in: Verhandl. der k. k. Zoolog. Botan. Gesellschaft zu Wien. Bd.* 29, 30, 33. 1879—1883.
Derselbe. Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Onchidien. Morph. Jahrb. 10. *Bd.* 1884.
Derselbe. Report on the Nudibranchiata of the Chall. Exped. Report Chall. Zool. vol. 10. 1884.
Derselbe. Die Titiscanien, eine Familie der rhipidoglossen Gasteropoden. Mit 3 *Taf. Morph. Jahrb.* 16. *Bd.* 1890.
Derselbe. Die Marseniaden, in: Zool. Jahrbücher. Bd. 1. 1886, *und in: Semper, Reisen im Archipel der Philippinen.* 2. *Th. Wissensch. Resultate. Suppl.-Heft* 3. 1886.
Derselbe. Die cladohepatischen Nudibranchien, in: Zool. Jahrbücher. Abth. für Systematik. Bd. 5. 1891.
Derselbe. Die cryptobranchiaten Dorididen, in: Zool. Jahrbücher von Spengel. Abth. für Systematik. 6. *Bd.* 1891.
Ausserdem zahlreiche Monographien verschiedener Familien, Gattungen und Arten von Opisthobranchiaten in verschiedenen Zeitschriften.
J. E. V. Boas. *Spolia atlantica. Bidrag til Pteropodernes Morfologi og Systematik samt til Kundskaben om deres geografiske Udbredelse, in: Danske Vid. Selsk. Skr.* (6). *Bd.* 4. 1886.
Derselbe. Zur Systematik und Biologie der Pteropoden, in: Zoolog. Jahrbücher. 1. *Bd.* 1886.
L. Boutan. *Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle, in: Arch. Z. Expér.* (2). *Tome* 3bis. 1886.
E. L. Bouvier. *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. Nat.* (7). *Tome* 3. 1887.
E. Claparède. *Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Neritina fluviatilis. Müller's Archiv.* 1857.
P. Garnault. *Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans. Bordeaux, in: Arch. Soc. Linn. Bordeaux* 1887.

C. Gegenbaur. *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig* 1853.

R J. Harvey Gibson. *Anatomy and physiology of Patella vulgata. Part* 1. *Anatomy, in: Trans. Royal Soc. Edinburgh. vol.* 32. 1887.

B. Haller. *Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. I. Studie Morph. Jahrb. Bd.* 9. 1883. *II. Studie. Bd.* 11. 1886.

Derselbe. Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die Königl. ital. Corvette „Vettor Pisani". I. Morph. Jahrb. 14. *Bd.* 1888. *II. ibid.* 16. *Bd.* 1890.

Huxley. *On the morphology of the cephalous Mollusca as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda etc. Philos. Transactions.* 1853.

J. Joyeux-Laffuie. *Organisation et développement de l'Oncidie (Onchidium celticum Cuv.). Arch. Zool. expérimentale. Tome* 10. 1882.

H. de Lacaze-Duthiers. *Histoire et monographie du Pleurobranche orangé. Ann. Sc. nat.* 4. *sér. Tome* 11. 1859.

Derselbe. Mémoire sur la Pourpre, in: Annales des Sciences nat. (4). *Tome* 12. 1859.

Derselbe. Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide, in: Ann. des Sciences nat. (4). *Tome* 12. 1859.

Derselbe. Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets. Ann. Scienc. nat. 4. *série. Tome* 13. 1860.

Derselbe. Histoire de la Testacella, in: Arch. Zool. expér. (2). *Tome* 5. 1888.

A. Lang. *Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden, in: Vierteljahrsschrift d. Naturf. Gesellsch. Zürich* 36. *Bd.* 1891.

Fr. Leydig. *Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 2. *Bd.* 1850.

Milne Edwards. *Note sur la classification naturelle des Mollusques Gastéropodes. Ann. Sciences nat.* 1848.

G. Moquin-Tandon. *Recherches anatomiques sur l'ombrelle de la mediterranée. Ann. Scienc. nat.* 5 *ser. vol. XIV.* 1875.

H Müller *und* **C. Gegenbaur.** *Ueber Phyllirhoë bucephalum. Müll. Arch.* 1858.

A. Nalepa. *Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitz.-Ber. Akad. Wien.* 87. *Bd.* 1883.

Nordmann. *Monographie de Tergipes Edwardsii. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg. Tom. IV.* 1843.

J. Paneth. *Beiträge zur Histologie der Pteropoden und Heteropoden. Archiv für mikrosk. Anat.* 24. *Bd.* 1884.

J. I. Peck. *On the anatomy and histology of Cymbuliopsis calceola.* 4 *Taf., in: Studies Biol. Labor. Johns Hopk. Univ. vol.* 4.

Paul Pelseneer. *Report on the Pteropoda collected by H. M. S. Challenger during etc. Pt.* 1, 2, 3, *in: Report Challenger. Zoology. Pt.* 58. 1887, *Pt.* 56. 1888, *Pt.* 65. 1888.

Derselbe. The cephalic appendages of the gymnosomatous Pteropoda, and especially of Clione, in: Quart. Journ. Microsc. Science (2). *vol.* 25. 1885.

L. Plate. *Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrbücher. Abth. für Anatomie und Ontogenie.* 4. *Bd.* 1891.

Quatrefages. *Mémoire sur les Gastropodes phlebentères. Ann. Scienc. nat. Tome III und IV.* 1844 *und* 1845.

Rang *et* **Souleyet.** *Histoire naturelle des Mollusques Ptéropodes. Paris* 1852.

B. Sharp. *Beiträge zur Anatomie von Ancylus fluviatilis (O. F. Müll.) und Ancylus lacustris (Geoffroy). Inaug.-Dissert. Würzburg* 1883.

H. Simroth. *Ueber die Bewegung und das Bewegungsorgan des Cyclostoma elegans und der einheimischen Schnecken überhaupt. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 36. *Bd.* 1881.

Derselbe. Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 42. *Bd.* 1885.

Ausserdem zahlreiche Arbeiten über Pulmonaten in verschiedenen Zeitschriften.

S. Trinchese. *Materiali per la fauna maritima italiana. Aeolididae e famiglie affini. Atti accad. Lincei.* (3). *Mem. vol.* 11. 1883.

Troschel. *Beiträge zur Kenntniss der Pteropoden. Arch. f. Naturg. Tom. XX.* 1854.

M. Vayssière. *Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés. Ann. Hist. Nat Zool.* (6). *Tome* 9 1880.

Derselbe Recherches anatomiques sur les genres Pelta (Runcina) et Tylodina. Ann. Sc. Nat. (6). *Tome* 15. 1883.

Derselbe. Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques opisthobranches du golfe de Marseille. 1. *partie Tectibranches. Ann. Mus. Hist. N. Marseille. Tome* 2. *Mém.* 3. 1885. 2. *partie. Ibid. Tome* 3. *Mém. No.* 4. 1888.

Nicolas Wagner. *Die wirbellosen Thiere des weissen Meeres.* 1 *Bd. Leipzig. fol.* 1885.

H. Wegmann. *Contribution à l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. Z. expér.* (2). *Tome* 2. 1884.

Derselbe. Note sur l'organisation de la Patella vulgata L., in: Recueil. Z. Suisse. Tome 4. 1887.

Émile Yung. *Contributions à l'histoire physiologique de l'escargot (Helix pomatia), in: Mém. Cour. Acad. Belg. Tome* 49. 1887.

Scaphopoda.

Herm. Fol. *Sur l'anatomie microscopique du Dentale.* 4 *pl. Arch. Zool. expér.* (2). *T.* 7. 1889.

H. de Lacaze-Duthiers. *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale Annales des Sciences naturelles. IV. Sér. Tome VI, VII und VIII.* 1856, 1857, 1858.

L. Plate. *Bemerkungen zur Organisation der Dentalien. Z. Anzeiger.* 11. *Jahrg.* 1888. *Ueber das Herz der Dentalien. Ibid.* 14 *Jahrg.* 1891.

M. Sars. *Om Siphonodentalium vitreum etc. Christiania* 1861.

Lamellibranchiata.

Ernst Egger. *Jouannetia Cumingi Son. Eine morphol. Untersuchung. Arbeit. Zool. Instit. Würzburg.* 8 *Bd.* 1887.

Garner. *On the anatomy of the lamellibranchiate Conchifera. Transact of the Zool. Soc. London. Tome II.* 1841.

H. de Lacaze-Duthiers. *Mémoire sur l'organisation de l'Anomie. Annales des Sciences nat.* (4). *Bd.* 2. 1854.

Derselbe. Morphologie des Acéphales. 1. *Mém. Anatomie de l'Arrosoir (Aspergillum dichotomum). Arch. Zool. expérien.* (2). *Tome* 1. 1883.

Leydig. *Anatomie und Entwickelung von Cyclas. Müller's Archiv.* 1835.

H. A. Meyer *und* **Moebius.** *Fauna der Kieler Bucht. Leipzig* 1865.

Paul Pelseneer. *Report on the anatomy of the deep-sea Mollusca collected by H. M. S. Challenger. Rep. Challenger, Zool. Pt.* 74. 1888.

Derselbe. Contribution à l'étude des Lamellibranches, in: Archives de Biologie. Tome XI. 1891.

A. de Quatrefages. *Mémoire sur le genre Taret. Annales des Sciences naturelles* (3). *vol.* 11. 1849.

Cephalopoda.

A. G. Bourne. *The differences between the males and females of the pearly Nautilus. Nature. vol.* 28. 1883.

J. Brock. *Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der dibranchiaten Cephalopoden. Habilit. Erlangen* 1879.

Derselbe. Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden, in: Morph. Jahrbuch. 6. *Bd.* 1880.

Derselbe. Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. *Bd.* 1882.

Delle Chiaje. *Memorie su' Cefalopodi. Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Napoli* 1829.

Férussac *et* **d'Orbigny.** *Histoire naturelle générale et particulière des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles. Paris* 1835—1845.

Léon Fredericq. *Recherches sur la physiologie du Poulpe commun (Octopus vulgaris), in: Arch. Zool. expérim. Tome* 7. 1879.

Carl Grobben. *Zur Kenntniss der Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden. Arb. Z. Inst. Wien.* 7. *Bd.* 1886.

H. von Jhering. *Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 35. *Bd.* 1880.

Van der Hoeven. *Beitrag zur Kenntniss von Nautilus. (Holländisch.) Amsterdam* 1856.

Will. E. Hoyle. *Observations on the anatomy of a rare Cephalopod (Gonatus Fabricii), in: Proc. Z. Soc. London.* 1889. *II.*

H. Müller *Ueber das Männchen von Argonauta argo und die Hectocotylen. Zeitschr. f. wiss. Zoolog.* 1855.

R. Owen. *Memoir on the pearly Nautilus etc. London* 1832.

Derselbe. Description of some new and rare Cephalopoda. Transact. Zool. Societ. London. vol. II. 1841.

Derselbe. Art. Cephalopoda. Todd's Cyclopaedia etc. vol. I. London 1836.

Derselbe. Supplementary Observations on the Anatomy of Spirula australis Lam., in: Ann. of Nat. Hist. (5). *vol.* 3. *No.* 13. 1879.

J. B. Verany. *Mollusques méditerranéens observés, décrits, figurés et chromolithographiés d'après le vivant.* 1. *Partie. Cephalopodes de la Méditerranée. Gênes* 1847—1851.

Verany *et* **Vogt**. *Mémoires sur les Hectocotyles etc. Ann. des Sciences Nat.* 17. 1852.
W. J. Vigelius. *Untersuchungen an Thysanoteuthis rhombus Frosch. Ein Beitrag zur Anatomie der Cephalopoden. Mitth. Zool. Station zu Neapel.* 2. *Bd.* 1880.
F. Ernest Weiss. *On some oigopsid cuttle fishes, in: Q. Journ. Micr. Sc.* (2). *vol.* 29.

Schriften über einzelne Organe oder Organgruppen.
Integument, Mantel, Schale, Mundlappen.

Félix Bernard. *Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Thèse. Paris* 1890. *Auch in: Annales des Sciences naturelles.*
F. Blochmann. *Ueber die Drüsen des Mantelrandes bei Aplysia und verwandten Formen. Zeitschr. f. wissensch. Zool.* 38. *Bd.* 1883.
Jos. Blumrich. *Das Integument der Chitonen. Mit einer Vorbemerkung von Prof. Hatschek, in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie.* 52. *Bd.* 1891.
Bowerbank. *On the structure of the shells of molluscous and conchiferous animals. Trans. of Micr. Soc. I. London* 1844.
W. Carpenter. *On the microscopic structure of shells. Report* 13, 14, 17. *Meeting British Assoc. London* 1846, 1847, 1848.
E. Ehrenbaum. *Untersuchungen über die Structur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 41. *Bd.* 1884.
P. Girod. *Recherches sur la peau des Cephalopodes. Arch. Zool. expériment* (2). *vol* 1. 1883.
H. Meckel. *Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere. Müller's Archiv.* 1846.
Felix Müller. *Ueber die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten, in: Zool. Beiträge von A. Schneider.* 1. *Bd.* 1885.
R. Owen. *On the relative positions to their constructors of the chambered shells of Cephalopods. Proc. Zool. Soc. London.* 1878. *Part* 4. *London* 1879.
Bernhard Rawitz. *Der Mantelrand der Acephalen.* 1. *Theil. Ostracea. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* 22. *Bd.* 1888. 2. *Theil. Arcacea, Mytilacea, Unionacea. Ibid.* 24. *Bd.* 1890.
G. Steinmann. *Vorläufige Mittheilung über die Organisation der Ammoniten, in: Ber. Nat. Ges. Freiburg.* 4. *Bd* 1889.
G. Steinmann *und* **L. Döderlein**. *Elemente der Paläontologie. Leipzig* 1890.
Johannes Thiele. *Die Mundlappen der Lamellibranchiaten, in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie.* 44. *Bd.* 1886.
T. Tullberg. *Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen, in: Kongl. Svensk. Vetensk. Akad. Handling.* 19. *Bd.* 1882.
Karl A. Zittel. *Handbuch der Paläontologie. I. Abth. Paläozoologie. II. Band. Mollusca und Arthropoda. München und Leipzig* 1881—1885.

Musculatur, Fuss, Fussdrüssen, Wasseraufnahme.

Th. Barrois. *Les glandes du pied et les pores aquifères des Lamellibranches. Lille* 1885.
J. Carrière. *Die Drüsen im Fusse der Lamellibranchiaten, in: Arbeit. aus d. zool. Institut Würzburg.* 5. *Bd.* 1879.
Derselbe. Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefässsystem der Lamellibranchier und Gasteropoden, in: Archiv f. mikrosk. Anatomie. 21. *Bd.* 1882.
C. Grobben. *Zur Morphologie des Fusses der Heteropoden. Arb. Zool. Inst. Wien.* 7. *Bd.* 1887.
A. Fleischmann. *Die Bewegung des Fusses der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie.* 42. *Bd.* 1885.
Georg Kalide. *Beitrag zur Kenntniss der Musculatur der Heteropoden und Pteropoden, zugleich ein Beitrag zur Morphologie des Molluskenfusses. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 46. *Bd.* 1888.
J. H. List. *Zur Kenntniss der Drüsen im Fusse von Tethys fimbriata L., in: Zeitschr. f. wiss. Zool.* 45. *Bd.* 1887.
Paul Pelseneer. *Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. Arch. Biol. Tome* 8. 1888.
Derselbe. Sur l'épipodium des Mollusques. 1. *in: Bull. Scientif. France et Belg.* 19. *Bd.* 1888. 2. *note ibid.* 22. *Bd.* 1890. 3. *note ibid.* 23. *Bd.* 1891.
Bernhard Rawitz. *Die Fussdrüse der Opisthobranchier, in: Abhandl. Akad. Berlin.* 1887.
Ludwig Reichel. *Ueber die Bildung des Byssus der Lamellibranchiaten. Zool. Beiträge, Schneider.* 2. *Bd.* 1888
P. Schiemenz. *Ueber die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gasteropoden (einschliesslich Pteropoden). Mitth. Zool. Station Neapel.* 5. *Bd.* 1884. 2. *Theil. Ibid.* 7. *Bd.* 1887. *Hier auch die ganze übrige Litteratur.*
Jap. Steenstrup. *Hectocotylus dannelsen hos Octopods etc. K. Dansk. Vidensk. Selskabs Skrifter.* 1856.

Nervensystem.

L. Böhmig. *Beiträge zur Kenntniss des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden. Inaug.-Diss. Leipzig* 1883.

E L Bouvier. *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Annales des Sciences nat.* (7). *Tome* 3. 1887.

Louis Boutan. *Contribution à l' étude de la masse nerveuse ventrale (cordons palléo-visceraux) et de la collerette de la Fissurelle. Arch. Zool. expérim.* (2). *Tome* 6. 1889.

J. Brock. *Zur Neurologie der Prosobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 48. *Bd.* 1889.

O Bütschli. *Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gasteropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchier, in: Morph. Jahrb.* 12. *Bd.* 1886.

Chéron. *Recherches sur le système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux, in: Annales des Sciences nat.* (5). *Tome* 5. 1866.

Karl Drost. *Ueber das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel (Cardium edule) etc. Morph. Jahrbuch.* 12 *Bd.* 1886.

Duvernoy. *Mémoires sur le système nerveux des Mollusques acéphales, in: Mémoires de l' Académie des Sciences. T.* 24.

B. Haller. *Zur Kenntniss der Muriciden. Eine vergl.-anat. Studie. I. Theil. Anatomie des Nervensystems. Denkschr. math.-naturw. Klasse Akad. Wissensch. Wien.* 45. *Bd.* 1882.

Derselbe. Untersuchungen über marine Rhipidoglassen. II. Textur des Centralnervensystems und seiner Hüllen. Morph. Jahrb. 11. *Bd* 1885.

H. von Jhering. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig* 1877.

Lacaze-Duthiers *Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques. Arch. de Zool. éxp. Tome I.* 1872.

Bernhard Rawitz. *Das centrale Nervensystem der Acephalen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* 20. *Bd.* 1887.

Paul Pelseneer. *Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. Arch. Biol. Tome* 8. 1888.

Derselbe. Recherches sur le système nerveux des Ptéropodes, in: Arch. Biol. Tome 7. 1887.

C. Semper. *Ueber Sehorgane vom Typus der Wirbelthieraugen. Wiesbaden* 1877.

H. Simroth. *Das Fussnervensystem von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 35. *Bd.* 1880.

Derselbe. Ueber das Nervensystem und die Bewegung der deutschen Binnenschnecken. Progr. d. Realschule 2. *Ordnung Leipzig. No.* 503. 1882.

J. W. Spengel. *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd.* 35. 1881.

Sinnesorgane.

Félix Bernard. *Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. des Sciences nat.* (7). *Tome* 9. 1890. *Enthält eine Untersuchung des Gasteropoden-osphradiums.*

J. Brock. *Ueber die sogenannten Augen von Tridacna und das Vorkommen von Pseudochlorophyllkörpern im Gefässsystem der Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 46. *Bd.* 1888.

O. Bütschli. *Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. Festschr.* 500-*jährig. Bestand Ruperto-Carola v. Nat.-Med. Ver. Heidelberg. Nat. Theil.* 1886

Justus Carrière. *Die Sehorgane der Thiere vergleichend-anatomisch dargestellt. München und Leipzig* 1885.

Derselbe. Ueber Molluskenaugen. Arch. f. mikrosk. Anat. 33. *Bd.* 1889.

C. Claus. *Das Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikrosk. Anat.* 12. *Bd.* 1875.

P. Fraisse. *Ueber Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 35. *Bd.* 1881.

W. Flemming. *Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Tom. VI.* 1870.

H. Grenacher. *Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden, in: Abhandl. Naturf. Gesellsch. z. Halle.* 16. *Bd.* 1884. *II. Das Auge der Heteropoden. Ibid.* 17. *Bd* 1886.

V. Hensen. *Ueber das Auge einiger Cephalophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV.* 1865.

C. Hilger. *Beiträge zur Kenntniss des Gasteropodenauges. Morph. Jahrb.* 10. *Bd.* 1884.

Lacaze-Duthiers *Otocystes ou capsules auditives des Mollusques (Gastéropodes). Arch. d. Zool. éxp. Tome I.* 1872.

E. Ray Lankester *and* **A. G. Bourne.** *On the existence of Spengel's olfactory organ and of paired genital ducts in the pearly Nautilus. Quart. Journal Micr. Science. vol.* 23. 1883.

F. Leydig. *Ueber das Gehörorgan der Gasteropoden, in: Archiv f. mikrosk. Anatomie.* 7. *Bd.* 1871.

H. N. Moseley. *On the presence of eyes in the shells of certain Chitonidae and on the structure of these organs, in: Quarterly Journal Micr. Sc.* (2). *vol.* 25. 1885.

Ph. Owsjannikow *und* **Kowalevsky.** *Ueber das Centralorgan und das Gehörorgan der Cephalopoden. St. Petersburg* 1867.

W. Patten. *Eyes of Molluscs and Arthropods, in: Mitth Zool. Stat. Neapel.* 6. *Bd.* 1886.

Paul Pelseneer. *Sur l'oeil de quelques Mollusques gastéropodes, und: Les organes des sens chez les Mollusques, in: Annales Société Belge Microsc. Memoires. Tome* 16. 1891.

Rawitz. *Siehe oben unter Integument.*

P. B. Sarasin. *Ueber drei Sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Gasteropoden. Arbeit. Zool.-zoot. Inst. Würzburg.* 6. *Bd.* 1883.

B. Sharp. *On the visual organs in Lamellibranchiata. Mitth. Zool. Station in Neapel.* 5. *Bd.* 1884.

D. Sochaczewer. *Das Riechorgan der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 35. *Bd.* 1880.

J. E. Tenison-Woods. *On the anatomy and life history of Mollusca peculiar to Australia, in: Proceed. R. Soc. N. S. Wales. vol.* 22. 1889. *Schalenaugen bei Gasteropoden.*

Johs. Thiele. *Die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 48. *Bd.* 1889.

Darm, Tintenbeutel.

D. Barfurth. *Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gasteropodenleber, in: Archiv. f. mikr. Anatomie.* 22. *Bd.* 1883.

Th. Barrois. *Le stylet crystallin des Lamellibranches. Revue biol. du Nord de la France.* 1. *Ann. T.* 2. 1890.

Em. Bourquelot. *Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Mollusques céphalopodes. Arch. de Zool. exp.* 1885.

J. Frenzel. *Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. I. Allgemeine Morphologie und Physiologie des Drüsenepithels, in: Nova acta Acad. Leop.-Carol.* 48. *Bd.* 1886.

Heinrich Maria Gartenauer. *Ueber den Darmkanal einiger einheimischen Gasteropoden. Inaug.-Diss. Strassburg* 1875.

Patrick Geddes. *On the mechanism of the odontophore in certain Mollusca, in: Trans. Zool. Soc. London. vol.* 10. *Part* 11. 1879.

Paul Girod. *Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de France. Archives de Zool. expérim. vol. X.* 1882.

Macdonald. *General classification of the Gasteropoda. Trans. of the Linn. Soc. of London. T. XXIII.* 1860.

Panceri. *Gli organi e la secrezione dell' acido solforico nei Gasteropodi con un appendice etc. Atti della R. Accad. delle scienze fisiche. Tom. IV.* 1869.

R. Rössler. *Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd.* 41. 1885.

C. Semper. *Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd.* 9. 1868.

H. Troschel. *Das Gebiss der Schnecken.* 1. *Bd. Berlin* 1856—1863.

W. J. Vigelius. *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das sogenannte Pankreas der Cephalopoden. Verhandl. k. Akad. Wetensch. Amsterdam. Deel* 22. 1881.

Respirationsorgane, Circulationssystem.

Félix Bernard. *Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Thèse. Paris* 1890.

Bojanus. *Ueber die Athem- und Kreislaufswerkzeuge der zweischaligen Muscheln. Isis* 1817, 1820, 1827.

L. Cuénot. *Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale.* 2. *partie. Invertebrés, in: Archives de Zoologie expérim.* 2. *série. vol.* 9. 1891.

Carl Grobben. *Ueber den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten, in: Arbeiten a. d. Zoologischen Institute der Universität Wien.* 9. *Bd.* 1891.

W. A. Herdman. *On the structure and function of the cerata or dorsal papillae in some nudibranchiate Mollusca. Quarterly Journ. Microsc. Science. vol.* 31. *P.* 1.

L. Joubin. *Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. Archives de Zool. expérim.* (2). *vol.* 3. 1885.

Langer. *Ueber das Gefässsystem der Teichmuschel. Denkschriften der Wiener Akademie.* 1855 *und* 1856.

A. Ménégaux. *Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Besançon* 1890.

K. Mitsukuri. *On the structure and significance of some aberrant forms of Lamellibranchiate gills. Quart. Journal Microsc. Sc. N. S.* 21. 1881.

H. L. Osborn. *On the gill in some forms of prosobranchiate Mollusca. Stud. biol. Labor. J. Hopkins Univ. vol.* 3. 1884.

R. Holman Peck. *The structure of the Lamellibranchiate gill. Quart. Journ. of Micr. Science.* 1876.

C. Posner. *Ueber den Bau der Najadenkieme. Arch. f. mikrosk. Anat. Tom. XI.* 1875.

258.3 — P. Pelseneer, '89 Bull. Sci. France — t. 20, p. 27 —

Secundäre Leibeshöhle, Nephridien, Geschlechtsorgane.

Baudelot. *Recherches sur l'appareil génér. des Mollusques gastéropodes. Ann. Sc. nat. sér. IV. Tome XIX.* 1862.

Th. Behme. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken, in: Arch. Naturg.* 55. *Jahrg.* 1889.

J. Brock. *Ueber die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag, in: Zeitschr. f. wiss. Zool.* 32. *Bd.* 1879.

J. T. Cunningham. *The renal organs (Nephridia) of Patella. Quart. Journal Microsc. Science. vol.* 23. 1883.

Derselbe. Note on the structure and relations of the kidney in Aplysia. Mitth. Zool. Station in Neapel. 4. *Bd.* 1883.

C. Grobben. *Morphol. Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden Arb. Zool. Inst. Wien.* 5. *Bd.* 1884.

Derselbe. Ueber die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie dieser Molluskenklasse. Arb. Zool. Inst. Wien. 7. *Bd.* 1888.

Derselbe. Die Pericardialdrüsen der Gasteropoden, in: Arbeiten aus dem Zoolog. Institute der Univ. Wien. Bd. 9. 1890.

A. C. Haddon. *On the generative and urinary ducts in Chiton, in: Proceed. Roy. Dublin Soc.* (2). *vol.* 4. 1885.

B. Haller. *Beiträge zur Kenntniss der Niere der Prosobranchier. Morph. Jahrb.* 11. *Bd.* 1885.

A. Hancock. *On the structure and homologies of the renal organ in the Molluscs. Transact. of the Linn. Soc. vol. XXIV.*

P. P. C. Hoek. *Les organes de la génération de l'huitre. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. Suppl. D.* 1. 1883.

H. von Jhering. *Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 41. *Bd.* 1884.

J. Kollmann. *Ueber Verbindungen zwischen Cölom und Nephridium. Baseler Festschrift zum Würzburger Jubiläum.* 1882.

A. Kowalevsky. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane. Biol. Centralblatt.* 9. *Bd.* 1889.

E. Ray Lankester. *On the originally bilateral character of the renal organs of Prosobranchia and on the homologies of the yolk sacc of Cephalopoda. Ann. of Nat. Hist.* (5). 7 *vol.* 1881.

Derselbe. Observations on the Pondsnail etc. Quart. Journ. Microsc. Science. Tome XIV. 1874.

E. Ray Lankester *and* **A. Bourne.** *On the existence of Spengel's olfactory organ and of paired genital ducts in the pearly Nautilus. Quart. Journal of Microsc. Science. vol. XXIII.* 1883.

G. F. Mazzarelli *Intorno all' anatomia dell' apparato riproduttore delle Aplysiae del golfo di Napoli. Z. Anz.* 12. *Bd.* 1889.

Derselbe. Intorno all' apparato riproduttore di alcuni Tectibranchi (Pleurobranchaea, Oscanius, Acera), in: Zool. Anzeiger. 14. *Jahrg.* 1891.

O. Nüsslin. *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Habilitationsschrift (Carlsruhe). Tübingen* 1879.

R. Owen. *On the external und structural characters of the male Spirula australis. Proceed. Zool. Soc. London* 1880.

Rémy Perrier. *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches, in: Annales Sciences natur.* (7). *T.* 8. 1890.

Walter M. Rankin. *Ueber das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel (Anodonta cygnea Lam.), in: Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch.* 24. *Bd.* 1890.

A. Schmidt. *Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren etc. Abh. des Nat. Vereins für Sachsen und Thüringen.* 1. *Bd.* 1885.

P. Stepanoff. *Ueber Geschlechtsorgane und Entwickelung von Ancylus fluviatilis. St. Petersburg* 1866.

W. J. Vigelius. *Bijdrage tot de Kennis van het excretorisch Systeem der Cephalopoden. Acad. Proefschrift. Leiden* 1879.

Derselbe. Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden. Niederl. Arch. f. Zool. 5. *Bd.* 1880.

Parasitische Schnecken.

Albert Baur. *Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta. III. Die Eingeweideschnecke in der Leibeshöhle der Synapta digitata, in: Nova Acta Academ. Caes. Leop. Tom. XXXI.* 1864.

Max Braun. *Zusammenfassender Bericht im Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde.* 5. *Bd.* 1889.

Johannes Müller. *Ueber Synapta digitata und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin* 1852.

Paul *und* **Fritz Sarasin.** *Ueber zwei parasitische Schnecken, in: Erg. Forsch. Ceylon* 1884—1886. 1. *Bd.* 1887.

P. Schiemenz. *Parasitische Schnecken. Kritisches Referat, in: Biol. Centralblatt.* 9. *Bd.* 1889/1890.

Walter Voigt. *Entocolax Ludwigii, ein neuer seltsamer Parasit aus einer Holothurie, in: Zeitschr. f. wiss. Zool.* 47. *Bd.* 1888.

Ontogenie.

F. Blochmann. *Ueber die Entwickelung von Neritina fluviatilis Müll. I., in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie.* 36. *Bd.* 1881.

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Gasteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 38. *Bd.* 1883.

W. K. Brooks. *The development of the Squid. (Loligo Pealii Lesueur). Annivers. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Boston* 1880.

R von Erlanger. *Zur Entwickelung von Paludina vivipara. I u. II, in: Morphologisches Jahrbuch von Gegenbaur.* 17. *Bd.* 1891.

Hermann Fol. *Études sur le développement des Mollusques. I. Sur le développement des Ptéropodes, in: Archives de Zool. expérim. Tome IV.* 1875. *II. Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Ibid. Tome V.* 1876. *III. Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Ibid. Tome VIII.* 1879/80.

H. Grenacher. *Zur Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden, zugleich ein Beitrag zur Morphologie der höheren Mollusken, in: Zeitschr. für wiss. Zoologie.* 24. *Bd.* 1874.

C A. Haddon. *Notes on the Development of Mollusca. Quart. Journal Microsc. Science. vol.* 22. 1882.

B. Hatschek. *Ueber Entwickelungsgeschichte von Teredo, in: Arb. a. d. Zool. Instit. d. Universität Wien. Tom. III. Heft* 1. 1880.

R. Horst. *Embryogénie de l'huitre. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. Suppl. Deel* 1. 1884.

Derselbe. Development of the european Oyster. Quart. Journ. Microsc. Science. 1882.

A. Kölliker. *Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich* 1844.

A. Kowalevsky. *Étude sur l'embryogenie du Dentale, in: Annales du Musée d'histoire naturelle de Marseille. Zoologie. Tome* 1. 1883.

Derselbe. Embryogénie du Chiton Polii (Philippi) avec quelques remarques sur le développement des autres Chitons. Ann. Mus. N. H. Marseille. Tome 1. *No.* 5.

A. Krohn. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. Leipzig* 1860.

E. Ray Lankester. *On the developmental history of the Mollusca. Philos. Transact. London.* 1875.

Derselbe. Observations on the development of the Cephalopoda. Quart. Journ. Microsc. Science. vol. XV. N. S. 1875.

S. Lovén. *Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Mollusca acephala lamellibranchiata. Stockholm* 1879.

J. Playfair Mac Murrich. *A contribution to the embryology of the prosobranch Gasteropods. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. vol.* 3. 1886.

William Patten. *The embryology of Patella, in: Arbeit. Zool. Inst. Wien.* 6. *Bd.* 1885.

G. Pruvot. *Sur le développement d'un Solénogastre, in: Comptes rend. Acad. Paris. Tome* 111. 1890.

Carl Rabl. *Ueber die Entwickelung der Tellerschnecke, in: Morph. Jahrb.* 5. *Bd.* 1879.

Derselbe. Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten. Jenaische Zeitschrift. 9. *Bd.* 1875.

Derselbe. Ueber die Entwickelungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschrift. 10. *Bd.* 1876.

W. Salensky. *Études sur le développement du Vermet, in: Arch. Biol. Tome* 6. 1887.

Derselbe Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Prosobranchier. Zeitschr. für wiss. Zoologie. 22. *Bd.* 1872.

P. B. Sarasin. *Entwickelungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Arb. Zool.-zoot. Institut Würzburg.* 6. *Bd.* 1882.
Paul *und* **Fritz Sarasin.** *Aus der Entwickelungsgeschichte von Helix Waltonii. Ergebn. Nat. Forsch. Ceylon* 1884—1886. 1. *Bd. Wiesbaden* 1888.
P. Schiemenz. *Zusammenfassende Darstellung der Beobachtungen von Eisig, Rouzaud, Jourdain, Brock, Ktotz etc. über die Entwickelung der Genitalorgane der Gasteropoden. Biol. Centralblatt.* 7. *Bd.* 1888.
C. Schierholz. *Ueber Entwickelung der Unioniden, in: Denkschriften Akad. Wien.* 55. *Bd.* 1888.
F. Schmidt. *Beitrag zur Kenntniss der postembryonalen Entwickelung der Najaden, in: Archiv für Naturgeschichte.* 51 *Jahrg.* 1885.
M. Ussow. *Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden. Arch. Biologie. Tome* 2. 1881.
L. Vialleton. *Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche. Annal. Sc. Nat.* (7). *Tome* 6 (*auch Thèse*). 1888.
Wladimir Wolfson. *Die embryonale Entwickelung des Lymnaeus stagnalis. Bullet. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg.* 26. *Jahrg.* 1880
H. E. Ziegler. *Die Entwickelung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 41. *Bd.* 1885.

Zu Abschnitt XIX und XX.

R. von Erlanger. *On the paired Nephridia of Prosobranchs, the homologies of the only remaining Nephridium of most Prosobranchs, and the Relations of the Nephridia to the gonad and genital duct., in: Quart. Journ. Microsc. Science* (*N. S.*) *CXXXII. vol. XXXIII. Part* 4. *Juni* 1892.

Trochus, Turbo und Haliotis besitzen nur eine linksseitige, Fissurella, Emarginula, Puncturella, Patella und Tectura haben überhaupt keine Renopericardialöffnung. Bei allen Diotocardiern (auch bei Trochus) werden die Geschlechtsproducte durch das rechte Nephridium entleert. Die einzige Niere der Monotocardier ist in der That die linke der Diotocardier. Die rechte der Diotocardier erhält sich in ihrem ausleitenden Theil bei den Monotocardiern als Geschlechtsleiter, in ihrem secernirenden Theil vielleicht (?) als die „Nephridialdrüse".

Anhang.

Rhodope Veranii.

Der Körper dieses kleinen, bis 4 mm langen Thierchens ist gestreckt spindelförmig, äusserlich bilateral-symmetrisch. Das Körperepithel ist überall bewimpert. Es existirt ein Hautmuskelschlauch. Nach innen vom Hautmuskelschlauch, dem Bindegewebe (Parenchym) eingebettet, finden sich zahlreiche, unregelmässig geformte Kalkkörperchen. Darmkanal. Der Mund liegt am Vorderende und führt in eine erweiterte Mund- oder Schlundhöhle, in deren Anfangsstück zwei traubenförmige Speicheldrüsen münden. Eine Radula und Kiefer fehlen. Ein verengter Abschnitt, der Oesophagus, setzt die Schlundhöhle mit dem schlauchförmigen, den Körper der Länge nach durchziehenden Mittel-

darm in Verbindung. Dieser Mitteldarm, welcher eine gut entwickelte Muskelwand besitzt, setzt sich vorn, über der Einmündungsstelle des Oesophagus, in ein über das Gehirn nach vorn verlaufendes Divertikel fort. Eine gesonderte Verdauungsdrüse fehlt. Am Ende des zweiten Körperdrittels geht von der rechten Seite des Mitteldarmes ein kurzer und dünner, bewimperter Enddarm ab, der rechtsseitig mit dem After nach aussen mündet.

Das Nervensystem besteht aus 2 über dem Schlunde liegenden, dicht aneinander gelagerten und fast eine einzige Masse bildenden Ganglienpaaren und einem unter dem Schlund, etwas asymmetrisch links liegenden Ganglion. Die beiden Ganglien eines jeden oberen Ganglienpaares sind miteinander durch Quercommissuren, das hintere dorsale Paar mit dem unteren Ganglion durch zwei den Schlund umgreifende Connective verbunden. Von den Nerven sind zwei seitlich nach hinten verlaufende am stärksten ausgebildet. Sie entspringen aus dem hinteren oberen Ganglienpaar, welchem ein Paar Augen und ein Paar wimpernde, einen Otolithen enthaltende, Gehörbläschen angelagert sind.

Geschlechtsorgane. Rhodope ist hermaphroditisch. Die Gonaden bestehen aus etwa 20 auf der Bauchseite der hinteren zwei Körperdrittel liegenden Follikeln, von denen die vorderen Eier, die hinteren Spermatozoen bilden. Die Ausführungsgänge aller Follikel sollen sich zu einem gemeinsamen Gang verbinden. Ist dies wirklich der Fall, so stellen alle Gonadenfollikel zusammen eine Zwitterdrüse dar. Der Zwittergang, welcher nach vorn verläuft, soll sich vorn wieder spalten in den Oviduct und das Vas deferens. Letzteres führt zum musculösen Penis, welcher aus der rechts vorn liegenden männlichen Geschlechtsöffnung vorgestreckt werden kann. Mit dem Oviduct steht in Verbindung eine Vesica seminalis und eine Drüse (Eiweissdrüse, Nidamentaldrüse). Die weibliche Geschlechtsöffnung soll, von der männlichen gesondert, hinter dieser auf der rechten Seite liegen.

Ein gesondertes Blutgefässsystem wurde nicht beobachtet. Dagegen ist eine wohlentwickelte Leibeshöhle vorhanden, erfüllt von farbloser, ernährender Flüssigkeit, in welcher Blutkörperchen suspendirt sind.

Besondere Athmungsorgane fehlen.

Das Nephridialsystem wurde folgendermaassen beschrieben: Rechts vor dem After, zwischen diesem und den Geschlechtsöffnungen, liegt die äussere Nephridialöffnung. Sie führt vermittelst eines kurzen, bewimperten Kanales in eine geräumige Nierenkammer, welche eine Erweiterung eines Längskanales darstellt. Stellenweise ist die Nierenkammer zur Bildung kurzer Blindsäckchen ausgebuchtet. In die Nierenkammer münden 9 oder 10 kleine, flaschenförmige Organe, welche ganz an die Excretionswimperzellen der Plathelminthen erinnern. Am Boden einer jeden Flasche, deren Hals in die Nierenkammer mündet, erhebt sich nämlich eine Wimperflamme.

Die Entwickelung ist eine directe. Auf keinem Stadium findet sich irgend eine Andeutung einer Schalendrüse oder einer Schale oder eines Fusses.

Systematische Stellung. Rhodope wird von den einen Forschern zu den Turbellarien (in die Nähe der Rhabdocölen), von den anderen zu den Mollusken (in die Nähe der Nudibranchier) gestellt,

während dritte geneigt sind, in ihr eine Zwischenform zwischen diesen beiden Abtheilungen zu erblicken.

Es scheint uns nun, dass nur ein einziger Punkt angeführt werden kann, welcher für eine Verwandtschaft mit den Turbellarien spricht, nämlich das Vorhandensein der wimpernden Excretionszellen im Nephridialsystem. Im Uebrigen aber erscheint uns eine Ableitung des Nephridialsystems von Rhodope mit seiner Urinkammer und rechtsseitigen Nephridialöffnung von demjenigen der Nudibranchier viel plausibler, als eine Ableitung vom Wassergefässsystem der Plathelminthen. Das Vorhandensein eines Enddarmes und Afters, eines unteren Schlundganglions (Pedalganglion?) spricht sehr gegen die Verwandtschaft mit den Turbellarien. Der Hinweis auf den ganz vereinzelten Fall von Microstoma lineare (vergl. p. 145—146) mit seiner unteren Schlundcommissur ist doch gewiss nicht überzeugend. Der Geschlechtsapparat von Rhodope ist viel mehr nach dem Typus desjenigen der Nudibranchier als nach demjenigen der Turbellarien gebaut.

Gegen die Verwandtschaft mit den Mollusken sprechen gewiss auch schwerwiegende Bedenken: vor allem das Fehlen des Herzens und das vollständige Fehlen der Schale und des Fusses, selbst beim Embryo. Die Frage ist die, ob man es für möglich hält, dass ein Mollusk, welcher den Fuss, die Kiemen, die Schale u. s. w. eingebüsst hat (und solche Formen giebt es, vergl. Phyllirrhoë), sich auch noch unter Einbusse des Herzens so weit von der typischen Molluskenorganisation entfernen konnte, dass diese Organe selbst nicht einmal mehr in der Entwickelung vorübergehend auftreten. Hält man dies für möglich, so wird man in der Asymmetrie von Rhodope, zumal in der besonderen Lage der Geschlechts-, Nephridial- und Afteröffnung auf der rechten Körperseite, welche ganz mit derjenigen der Nudibranchier übereinstimmt, ein ausserordentlich bedeutungsvolles Moment erblicken, welches schwer zu Gunsten der Molluskenverwandtschaft in die Wagschale fällt.

Dass Rhodope eine vermittelnde Stellung zwischen Turbellarien und Mollusken einnehme, daran ist wohl nicht im Ernste zu denken.

Litteratur.

L. von Graff. *Ueber Rhodope Veranii Koell.* (= *Sidonia elegans M. Schultze*), *in: Morph. Jahrbuch.* 8. *Bd.* 1883.

A. Koelliker. *Rhodope, nuovo genere di Gasteropodi. Giornale dell' Istituto R. Lombardo di scienze e. c. Tomo* 16. *Milano* 1847.

S. Trinchese. *Nuove osservazioni sulla Rhodope Veranii* (*Koell.*). *Rendic. dell' Accad. di Napoli.* 1887.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1033

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1033

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

ZUM GEBRAUCHE BEI VERGLEICHEND-
ANATOMISCHEN UND ZOOLOGISCHEN VORLESUNGEN.

VON

DR. ARNOLD LANG

O. PROFESSOR DER ZOOLOGIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT
UND AM EIDGENÖSSISCHEN POLYTECHNIKUM IN ZÜRICH.

VIERTE ABTHEILUNG.

INHALT:

VERGLEICHENDE ANATOMIE DER ECHINODERMEN UND ENTEROPNEUSTEN.

MIT 251 ABBILDUNGEN.

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1894.

VIII. KAPITEL.

VII. Kreis oder Stamm des Thierreiches.

Echinodermata. Stachelhäuter.

Thiere von gewöhnlich durchaus strahligem Habitus. Im Einzelnen aber finden sich sowohl im Skeletsystem wie in den inneren Organen immer Abweichungen vom streng radiären Bau, und es geht derselbe nicht selten in einen fast bilateral-symmetrischen über. Die Echinodermen besitzen ein in den tieferen, bindegewebigen Lagen der Haut zur Ablagerung gelangendes Kalkskelet von mikroskopisch spongiösem Gefüge. Es besteht entweder aus isolirten mikroskopisch kleinen Kalkkörperchen (Holothurien) oder grösseren, oft stacheltragenden Platten, die mit einander entweder fest oder unbeweglich verbunden sind (übrige Echinodermen). Leibeshöhle geräumig. Blutgefässsystem vorhanden. Darm von der Leibeshöhle vollständig gesondert, mit Mund und After. Die Echinodermen besitzen ein eigenthümliches Kanal- oder Röhrensystem im Körper, das Wassergefäss- oder Ambulacralgefässsystem. Dieses System bezieht einerseits durch einen sich ursprünglich immer nach aussen öffnenden, bisweilen in der Mehrzahl vorhandenen Steinkanal Wasser von aussen, anderseits treten seine Endkanäle in äussere, in den Radien oder Ambulacren angeordnete schwellbare Anhänge, die Ambulacralfüsschen oder -tentakel, hinein, die bei den freien Formen vorwiegend zur Bewegung und nebenbei zur Athmung, bei den festsitzenden zur Athmung und vielleicht auch zur Nahrungszufuhr dienen. Geschlechter fast immer getrennt. Entwickelung mit Metamorphose. Die Larven sind freischwimmend, pelagisch und von bilateral-symmetrischer Gestalt mit meist auf Fortsätze ausgezogenen Wimperschnüren. Ausschliesslich Meeresthiere, grossentheils fossil mit starker Entfaltung besonderer ausgestorbener Typen während des paläozoischen Zeitalters.

Der Stamm der Echinodermen wird eingetheilt in die 5 Klassen der Holothurioidea, Echinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea und Pelmatozoa.

Systematische Uebersicht.

I. Klasse. **Holothurioidea, Seewalzen.**

In der Richtung der Hauptaxe walzen- oder wurmförmig gestreckte Stachelhäuter mit mehr oder weniger ausgesprochener Bilateralsymmetrie des Körpers. Haut gewöhnlich weich bis lederartig, mit unregelmässig angeordneten, meist mikroskopisch kleinen Kalkkörperchen; Mund am Oralende (Vorderende) der Hauptaxe gelegen und von Fühlern umstellt; After am Apicalende (Hinterende) der Hauptaxe; Ambulacralfüsschen vorhanden oder fehlend; ein äusserer Madreporit kommt gewöhnlich nicht vor.

I. Ordnung. Actinopoda.

Alle äusseren Anhänge des Wassergefässsystems entspringen von den Radialkanälen und treten im Umkreis des Mundes als Fühler, auf dem übrigen Körper als Füsschen (und Ambulacralpapillen) auf; während Fühler stets vorhanden sind, können dem Körper die Füsschen (und Papillen) ganz fehlen.

1. Familie. Aspidochirotae.

Füsschen vorhanden. Mund oft mehr oder weniger bauchständig. Körper meist mit deutlicher Abflachung der Bauchseite. 18—30 schildförmige Fühler. Fühlerampullen wohl entwickelt. Steinkanal oft zahlreich. Rückziehmuskeln fehlen. Kiemenbäume vorhanden. Cuvier'sche Organe häufig vorhanden. Mülleria, Holothuria, Stichopus.

2. Familie. Elasipoda.

Füsschen vorhanden. Mund mehr oder weniger bauchständig. Körper fast ausnahmslos mit deutlicher Abflachung der Bauchseite. 10, 15 oder 20 annähernd oder deutlich schildförmig gestaltete Fühler. Steinkanal stets in der Einzahl und nicht selten durch die Haut hindurch mit der Aussenwelt in unmittelbarer Verbindung. Rückziehmuskeln fehlen. Kiemenbäume fehlen oder sind ganz rudimentär. Cuvier'sche Organe fehlen. Subfamilie Psychropotidae: Psychropotes (Fig. 604), Benthodytes; Subfamilie Deimatidae: Deima, Pannychia, Laetmogone; Subfamilie Elpidiidae: Elpidia, Kolga, Peniagone.

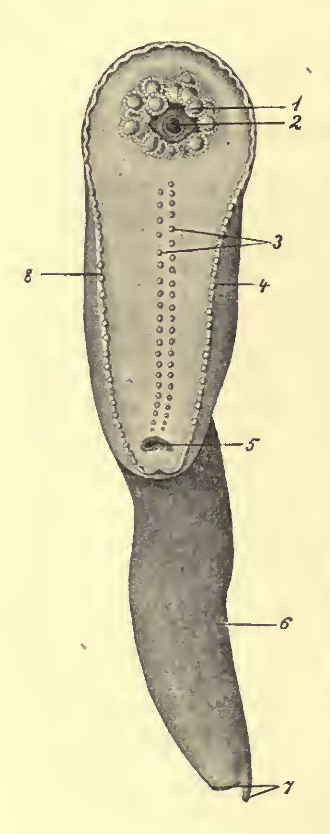


Fig. 604. Psychropotes longicauda, nach Théel. 1 Mundtentakel, 2 Mund; 3, 4, 8 die Ambulacralanhänge des (ventralen) Triviums, 5 Anus, 6 Dorsalanhang mit seinen zwei hinteren Fortsätzen 7.

3. Familie. Pelagothuriidae.

Füsschen fehlen. Mund und After terminal. Körper drehrund, rings um den Fühlerkranz zu einer dünnen, an ihrem Rande zu langen Strahlen

ausgezogenen Scheibe ausgebreitet. 13—16 Fühler. Rückziehmuskeln fehlen. Weder Kiemenbäume, noch Wimperorgane, noch Cuvier'sche Organe sind vorhanden. Kalkkörper fehlen gänzlich. Pelagische Holothurien, welche mit Hilfe der Scheibe schwimmen. Einzige Gattung und Art: Pelagothuria natatrix (Fig. 605 u. 606).



Fig. 605. Pelagothuria natatrix, nach Ludwig ergänzt; von oben. 1 Körper, 2 Anus.

4. Familie.

Dendrochirotae.

Füsschen vorhanden. Mund rückenständig oder endständig. After ebenfalls oft rückenständig. Körper drehrund oder fünfkantig oder mit einer oft scharf begrenzten Kriechsohle. 10—30 oft ungleich grosse, baumförmige Fühler. Fühlerampullen nicht deutlich. Steinkanal nicht selten in mehrfacher Zahl. Rückziehmuskeln

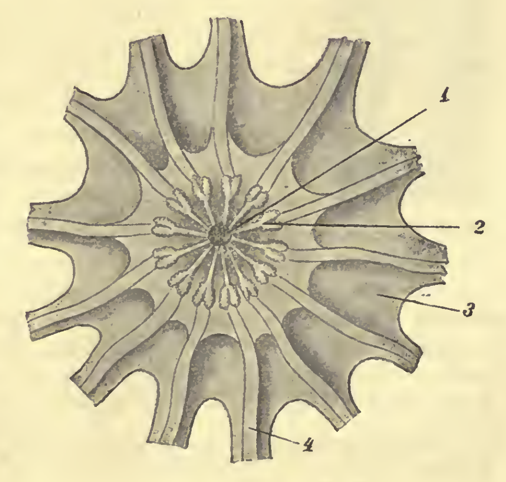


Fig. 606. Pelagothuria natatrix, nach Ludwig; von vorn, d. h. vom Oralpol. 1 Mund, 2 Mundtentakel, 3 Scheibe, 4 Scheibenkanal.

wohl ausgebildet. Kiemenbäume vorhanden; CUVIER'sche Organe nur in vereinzelten Fällen. Cucumaria (Fig. 607), Thyone, Phyllophorus, Colochirus, Theelia, Psolus (Fig. 608 u. 609), Rhopalodina.

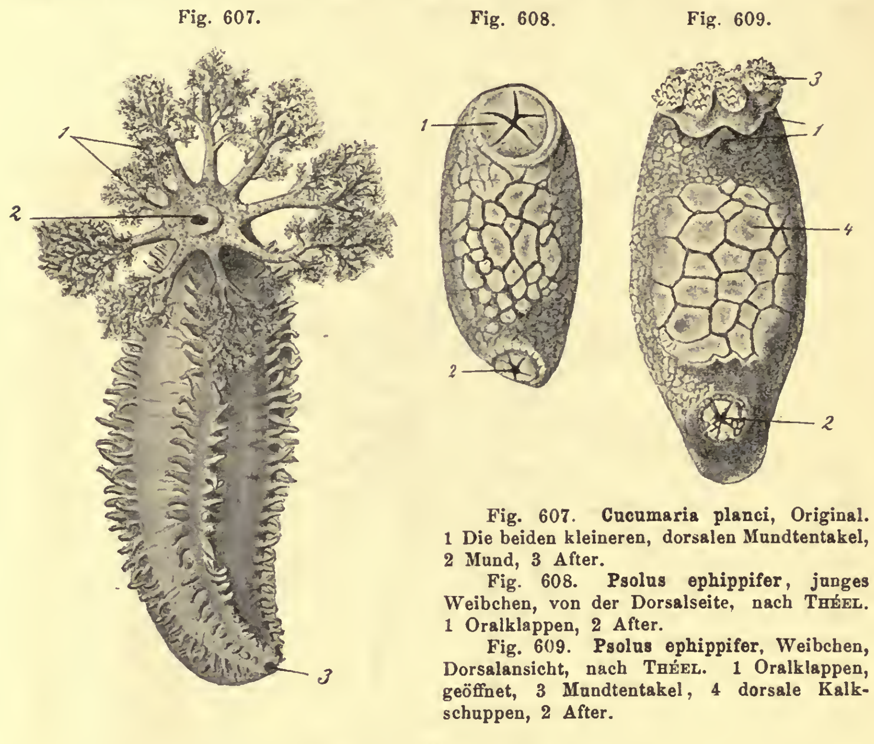


Fig. 607. **Cucumaria planci, Original.** 1 Die beiden kleineren, dorsalen Mundtentakel, 2 Mund, 3 After.

Fig. 608. **Psolus ephippifer**, junges Weibchen, von der Dorsalseite, nach THÉEL. 1 Oralklappen, 2 After.

Fig. 609. **Psolus ephippifer**, Weibchen, Dorsalansicht, nach THÉEL. 1 Oralklappen, geöffnet, 3 Mundtentakel, 4 dorsale Kalkschuppen, 2 After.

5. Familie. Molpadiidae.

Füsschen fehlen. Mund endständig. Hinterende des drehrunden Körpers oft zu einem kürzeren oder längeren schwanzförmigen Abschnitte verjüngt, der sich mehr oder weniger vom Rumpfe absetzt. In der Regel 15 schlauchförmige oder gefingerte Fühler. Fühlerampullen vorhanden. Steinkanal in der Einzahl. Rückziehmuskeln nur bei der Gattung Molpadia deutlich. Kiemenbäume vorhanden. CUVIER'sche Organe fehlen fast immer. Molpadia, Caudina, Trochostoma, Ankyroderma.

II. Ordnung. Paractinopoda.

Die äusseren Anhänge des Wassergefässsystems entspringen nur zum Theil von den Radialkanälen, zum anderen Theil aber vom Ringkanal und treten nur in Gestalt von Fühlern im Umkreis des Mundes auf.

1. Familie. Synaptidae.

Füsschen fehlen. Mund endständig. Körper drehrund, mehr oder weniger gestreckt, wurmähnlich. 10—27 gefiederte oder gefingerte Fühler. Steinkanal mitunter in grösserer Zahl. Rückziehmuskeln mitunter vorhanden. Kiemenbäume fehlen, ebenso CUVIER'sche Organe. Geschlechtsdrüsen oft zwittrig. Synapta (Fig. 610), Chiridota, Myriotrochus[1]).

1) Die Diagnosen der Ordnungen und Familien der Holothurioidea nach H. LUDWIG, in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, 1892.

II. Klasse. **Echinoidea, Seeigel.**

Stachelhäuter mit einer gewöhnlich festen, seltener etwas biegsamen Schale, welche die Leibeshöhle und mit ihr die Eingeweide enthält. Gestalt der Schale verschieden, kuglig bis in der Richtung der Hauptaxe flach zusammengedrückt. Die Schale besteht aus zahlreichen, dicht aneinander stossenden 5- oder 6-eckigen Platten, die, reihenweise in Meridianen angeordnet, 5 Ambulacral- und 5 Interambulacralfelder zusammensetzen. Sie ist von der äusseren Schicht des Integumentes überzogen und trägt gelenkig abgesetzte Stacheln. Am Apicalpole ein Plattensystem, welches aus 5 Basal-, 5 Radial- und den Analplatten besteht. Mund gewöhnlich in der Mitte der Oralfläche, seltener gegen den Rand in einer Richtung verlagert, die man als vorn bezeichnet. After stets vorhanden entweder am Apicalpol oder irgendwo im hinteren Interambulacralfeld. Die Madreporenöffnungen liegen im Apicalsystem, meist in einer der Basalplatten; sie stehen ausser mit dem Steinkanal mit dem sogenannten Dorsalorgan in Verbindung. Ambulacralgefässsystem mit äusseren Anhängen, die als Füsschen und Kiemen entwickelt sind. Mund mit oder ohne Zähne. Im ersteren Falle ist zur Bewegung der Zähne im Innern der Schale ein complicirter Kauapparat entwickelt, dessen Muskeln sich anheften an einen am Rande der oralen Schalenöffnung (am Peristom) entwickelten perignathischen Apophysenring. Getrenntgeschlechtlich oder hermaphroditisch. Die Geschlechtsleiter münden durch einen Porus in den Basalplatten oder ausserhalb dieser nach aussen. Entwickelung direct (bei Brutpflege) oder mit Metamorphose (freischwimmende Larven).

Fig. 610. **Synapta digitata**, Original.

I. Unterklasse. **Palaeechinoidea.**

Nur eine oder mehr als zwei Plattenreihen in jedem Interambulacralfeld. Zwei oder mehr senkrechte Plattenreihen in jedem Ambulacralfeld. Schalenplatten imbricirend oder nicht. Orale Schalenöffnung (Peristom) in der Mitte der Oralfläche. Kiefer vorhanden. Analfeld im Apicalsystem oder ausserhalb desselben im hinteren Interambulacralfeld. Paläozoische Seeigel.

I. Ordnung. Bothriocidaroida.

Reguläre Seeigel, mit mehr oder weniger kugliger, fester Schale. In jedem Interradius nur eine senkrechte Plattenreihe; in jedem Ambulacralfeld zwei senkrechte Plattenreihen. Analfeld mit After im Apicalsystem. Mund in der Mitte der Oralfläche. Bothriocidaris.

II. Ordnung. Perischoechinoida.

Reguläre Seeigel. Mehr als zwei senkrechte Reihen von Platten in jedem Interradius. Zwei oder viele senkrechte Plattenreihen in jedem Radius. Schale dick und starr oder dünn und dann mehr oder weniger

imbricirend. Kiefer vorhanden. Fam. Archaeocidaridae: Lepidocentrus, Archaeocidaris (= Echinocrinus), Palaeechinus (Fig. 611). Fam. Melonitidae: Melonites.

III. Ordnung. Plesiocidaroida.

Schale klein, annähernd halbkuglig, starr. Apicalsystem ausgedehnt, mit grossen, vereinigten Basalplatten und centralem Afterfeld. Ambulacra eng, mit zwei verticalen Plattenreihen. Interambulacra mit einer einzigen Peristomplatte, auf welche drei Platten folgen, die durch senkrechte Nähte getrennt sind. Tiarechinus (Fig. 612).

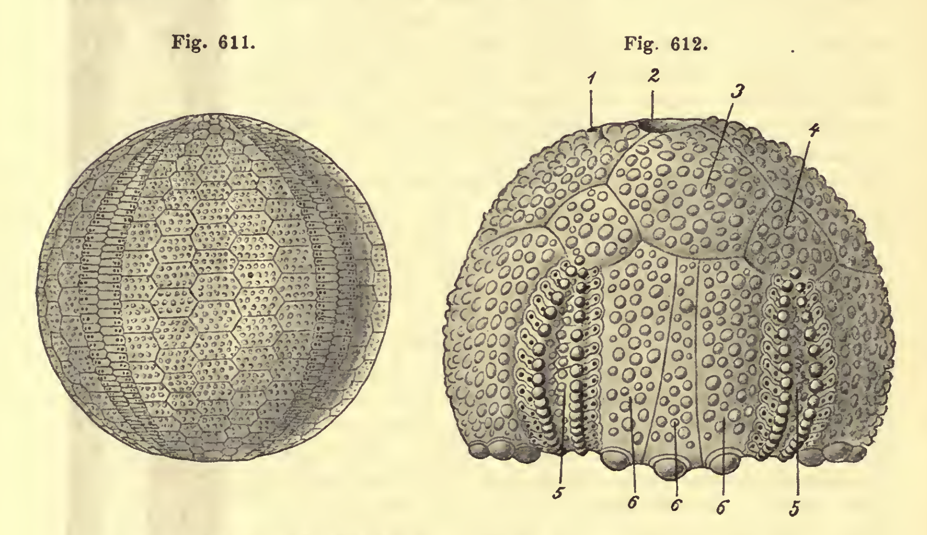


Fig. 611. Palaeechinus elegans M'Coy, nach Baily.
Fig. 612. Tiarechinus princeps Laube, nach Lovèn. 1 Genitalöffnung, 2 Anus, 3 Basale, 4 Radiale, 5 Ambulacrum, 6 die 3 oberen Platten eines Interambulacrums.

IV. Ordnung. Cystocidaroida.

Schale irregulär (exocyclisch), kuglig oder ovoid, dünn und biegsam. Madreporit central. Ambulacralfelder schmal, mit zwei senkrechten Plattenreihen. Interambulacralfelder breit, mit zahlreichen senkrechten Reihen schuppenförmiger, beweglicher Platten. After im hinteren Interambulacrum über dem Ambitus. Echinocystites (= Cystocidaris).

II. Unterklasse. Euechinoidea.

Seeigel mit zwei verticalen Plattenreihen in jedem Ambulacral- und in jedem Interambulacralfeld. Mund auf der Oralseite, selten an den Rand (nach vorn) gerückt. Zähne und Kiefer sind vorhanden oder fehlen. After entweder im Apicalsystem oder ausserhalb desselben irgendwo im hinteren Interradius.

I. Ordnung. Cidaroida.

Mund central, After im Apicalsystem. Keine äusseren Kiemen. Mit Kiefern und annähernd senkrecht gestellten Zähnen. Perignathischer Apophysenring unterbrochen. Sowohl die Ambulacral- als die Interambulacralplatten setzen sich über das Peristom auf das Mundfeld bis

zum Munde fort. Auf dem Mundfelde imbriciren sie. Ambulacra schmal. Mit grossen Haupt- und kleinen Nebenstacheln. Sphaeridia fehlen. Cidaris.

II. Ordnung. Diadematoida.

Mund central, After im Apicalsystem. Sogenannte innere Kiemen gut ausgebildet oder rudimentär oder fehlend. Aeussere Kiemen und Einschnitte im Peristom vorhanden. Mit Kiefern und Zähnen. Perignathischer Apophysenring geschlossen. Nur die Ambulacralplatten setzen sich über das Peristom hinaus auf das Mundfeld fort, wo sie häufig als gesonderte Buccalplatten auftreten. Sphaeridia vorhanden.

1. Unterordnung. Streptosomata.

Schale mehr oder weniger biegsam, mit inneren dorsoventralen Längsmuskeln. Sowohl äussere als innere Kiemen sind vorhanden. Die Ambulacralplatten (und nur diese) setzen sich über das Peristom hinaus auf das Mundfeld fort. Familie Echinothuridae: Pelanechinus, Echinothuria, Phormosoma, Asthenosoma.

2. Unterordnung. Stereosomata.

Schale starr, ohne innere Längsmuskeln. Aeussere Kiemen vorhanden, innere rudimentär oder fehlend. Die Ambulacralplatten sind auf dem Mundfeld durch isolirte Buccalplatten vertreten. 1. Familie. Saleniidae (Peltastes, Salenia fast ausschliesslich fossil). 2. Familie. Hemicidaridae: Hemicidaris, Acrocidaris, Goniopygus etc. (fossile Formen). 3. Familie. Aspidodiadematidae: Aspidodiadema. 4. Familie. Diadematidae: Diadema, Diplopodia, Pedina, Echinothrix, Astropyga, Codechinus, Orthopsis, Peronia, Echinopsis u. s. w. (fossil und recent). 5. Familie. Cyphosomatidae: Cyphosoma etc. (fast ausschliesslich fossil). 6. Familie. Arbaciidae: Arbacia, Echinocidaris (Fig. 613), Coelopleurus, Podocidaris (recent und fossil). 7. Familie. Temnopleuridae: Glyphocyphus, Temnopleurus etc. (recente und fossile Formen). 8. Familie. Echinometridae: Echinometra, Parasalenia etc. Strongylocentrotus, Sphaerechinus (vorwiegend recent). 9. Familie. Echinidae: Echinus, Toxopneustes, Tripneustes (recent und fossil).

III. Ordnung. Holectypoida.

Mund central. After ausserhalb des Apicalsystems im hinteren Interradius (exocyclische Seeigel). Mit äusseren Kiemen. Nur ein Porenpaar oder nur ein Porus auf jeder Ambulacralplatte. Kiefer schwach; Zähne senkrecht; sowohl Kiefer als Zähne können fehlen. Sphaeridia vorhanden. a) Ambulacralapophysen vorhanden. Holectypus, Pygaster etc. (vorwiegend fossil). b) Ambulacralapophysen rudimentär oder 0. Discoidea, Conoclypeus (fossil).

IV. Ordnung. Clypeastroida.

Mund central oder subcentral. After ausserhalb des Apicalsystems im hinteren Interambulacrum. Mit äusseren Kiemen. Mit Tentakelporen in den Interradien. Mehr als ein Porenpaar auf jeder Ambulacralplatte. Tentakel verschieden bei einem und demselben Thier. Zähne gewöhnlich annähernd horizontal, selten vertical. Die Kiefer liegen über dem Apophysenring, welcher unterbrochen ist. Sphaeridia vorhanden.

Die Schale ist selten hochgewölbt, gewöhnlich niedrig und oft sogar flach-scheibenförmig. Sie zeigt häufig Einschnitte oder Durchbrechungen und ist meist bilateral-symmetrisch. Ihre Rückenwand ist mit der Bauchwand innerlich durch Pfeiler, Nadeln, Scheidewände etc. verbunden. Basalplatten des Apicalsystems verschmolzen. Die Ambulacra bilden apicalwärts Petalodien.

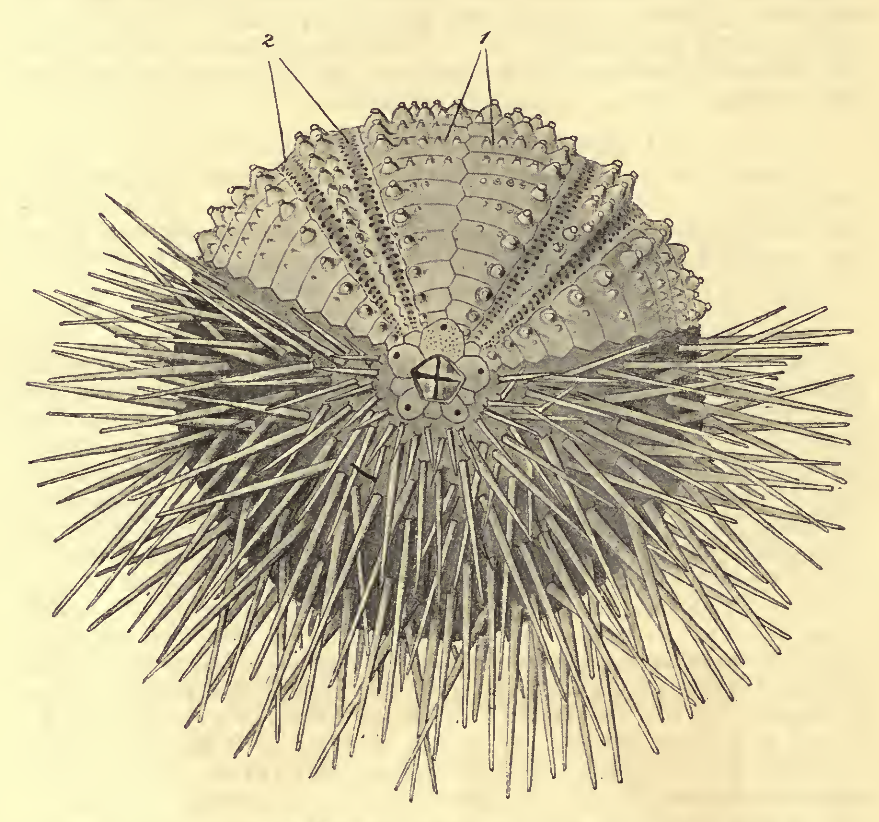


Fig. 613. Echinocidaris (Arbacia) pustulosa, von der Apicalseite, Original. Die Schale ist theilweise von den Stacheln entblösst. 1 Interambulacrum, 2 Ambulacrum.

1. Familie. Fibulariidae: Echinocyamus, Fibularia etc. (recent und fossil). 2. Familie. Clypeastridae: Clypeaster (Fig. 614) etc. (recent und fossil). 3. Familie. Laganidae: Laganum (recent und fossil). 4. Familie. Scutellidae. Bei allen Gattungen ist die Schale sehr flach: Scutella (Fig. 615), Echinodiscus, Encope, Mellita (Fig. 616), Rotula, Arachnoides etc. (recent und fossil).

V. Ordnung. Spatangoida.

Mund central, subcentral oder am vorderen Rande der Oralfläche der Schale. After ausserhalb des Apicalsystems im hinteren Interradius. Aeussere Kiemen, Kiefer, Zähne und perignathischer Apophysengürtel fehlen. Sphaeridia vorhanden. Die Ambulacren bilden apicalwärts ge-

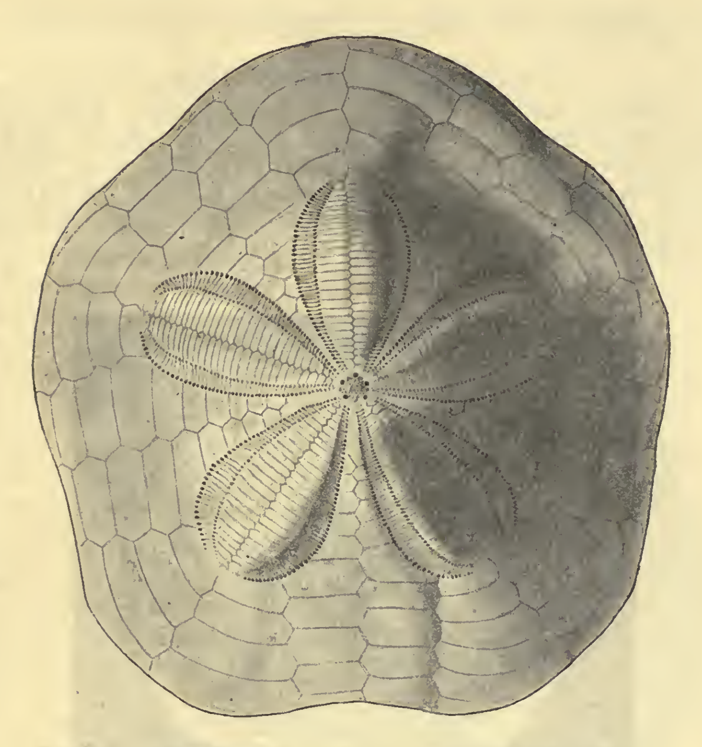


Fig. 614. **Clypeaster** spec., Schale von der Apicalseite (Original).



Fig. 615. **Scutella sexforis**, Schale von der Apicalseite (Original).

wöhnlich Petalodien. Die Schale ist bilateral-symmetrisch, gewölbt, häufig herzförmig.

1. Unterordnung. Cassiduloidea.

1. Familie. Echinoneidae: Echinoconus, Echinoneus, Oligopygus, Echinobrissus etc. (recent und fossil). 2. Familie. Cassidulidae: Cassidulus, Catopygus, Clypeus, Pygurus, Echinolampas etc. (vorwiegend fossil). 3. Familie. Collyritidae: Collyrites, Dysaster etc. (fossil). 4. Familie. Plesiospatangidae: Eolampas, Archiacia etc. (fossil).



Fig. 616. Mellita testudinata? von der Oralseite (Original).

2. Unterordnung. Spatangoidea.

1. Familie. Ananchytidae: Echinocorys, Holaster, Hemipneustes, Cardiaster, Urechinus, Cystechinus, Calymne etc. (die 3 letzten Gattungen recent, die übrigen fossil). 2. Familie. Spatangidae: 1. Gruppe. Adetes: Isaster, Echinospatagus, Heterolampas, Hemipatagus etc. (fast ausschliesslich fossil). 2. Gruppe. Prymnadetes: Hemiaster, Faorina, Linthia, Schizaster (Fig. 617), Agassizia (recent und fossil). 3. Gruppe. Prymnodesmia: Micraster, Brissus, Spatangomorpha, Brissopsis, Spatangus, Palaeopneustes (Fig. 618), Echinocardium, Lovenia etc. (recent und fossil). 4. Gruppe. Apetala: Genicopatagus, Palaeobrissus, Aceste, Aërope etc. (recent und fossil). 3. Familie. Leskiidae: Palaeostoma (recent). 4. Familie. Pourtalesiidae: Pourtalesia (Fig. 619), Spatagocystis, Echinocrepis (recent) [1]).

---

1) Das System der Echinoidea und die Diagnosen der Unterklassen und Ordnungen nach MARTIN DUNCAN, A revision of the genera and great groups of the Echinoidea, London 1889.

III. Klasse. Asteroidea, Seesterne (Stelleridea).

Stachelhäuter, deren Körper in der Richtung der Hauptaxe abgeflacht und in der Richtung der Radien zu kürzeren oder längeren Armen ausgezogen ist. Die Arme sind gewöhnlich in der Fünfzahl vorhanden, doch kann ihre Zahl bedeutend zunehmen (bis 40 und mehr). Sie sind vom centralen Theil des Körpers (der Scheibe) nicht scharf abgesetzt, und es erstrecken sich, abgesehen von den radiären Blutgefässen, Nerven und Ambulacralgefässen, auch Blindsäcke des Darmes und Fortsätze der Geschlechtsorgane in die Leibeshöhle der Arme hinein. Körper gewöhnlich mit Kalkplatten gepanzert, doch biegsam. Die Kalkplatten tragen Stacheln und oft auch Pedicellarien. In jedem Arm findet sich innen eine Längsreihe von Ambulacralplattenpaaren. Die aufeinander folgenden Ambulacralplattenpaare sind gelenkig und beweglich miteinander verbunden. Ausserdem kommen aussen Adambulacral-, Inframarginal-, Supramarginal- und Rückenplatten vor. Vom centralen Mund verlaufen Ambulacralfurchen zu den Armen und an ihrer Oralseite (Unterseite), unterhalb der Ambulacralplatten, bis an ihre Spitze. Die Füsschen (Tentakel) treten aus dem Grunde dieser Furche, auf die sie beschränkt sind, hervor. After in apicaler Lage (im Centrum der Oberseite), selten fehlend. Madreporenplatte ebenfalls auf der Apicalseite der Scheibe. Die Seesterne sind getrennt-geschlechtlich. Ihre Entwickelung ist in den meisten Fällen mit einer Metamorphose (freischwimmende pelagische Larven) verbunden; bei Brutpflege ist sie direct.

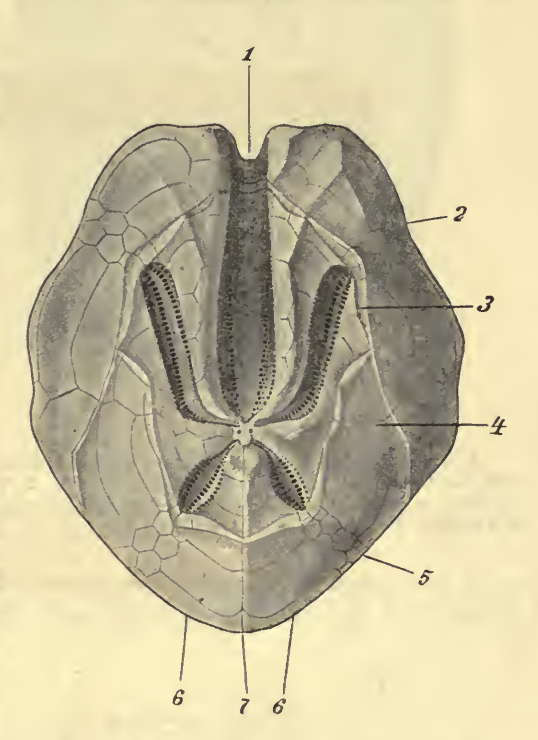


Fig. 617. Schizaster lacunosus? von der Apicalseite (Original). Die Stacheln und Stachelhöcker sind nicht dargestellt. 1 Das vordere unpaare Ambulacrum, 2 das rechte vordere Ambulacrum, 3 Fasciole, 4 das rechte hintere Interambulacrum, 5 das rechte hintere Ambulacrum, 6 das unpaare hintere Interambulacrum, 7 Gegend des Afters.

I. Unterklasse. Palaeasteroidea.

Paläozoische Seesterne, bei welchen die Ambulacralplatten in den beiden Längsreihen eines Armes alternirend (nicht gegenständig oder paarweise) angeordnet sind (wenigstens in der Mitte der Arme). Aspidosoma, Palaeaster, Palaeocoma etc. (lauter paläozoische Formen).

II. Unterklasse. Euasteroidea.

Seesterne mit paarigen, d. h. gegenständigen Ambulacralplatten, sogenannten Wirbeln.

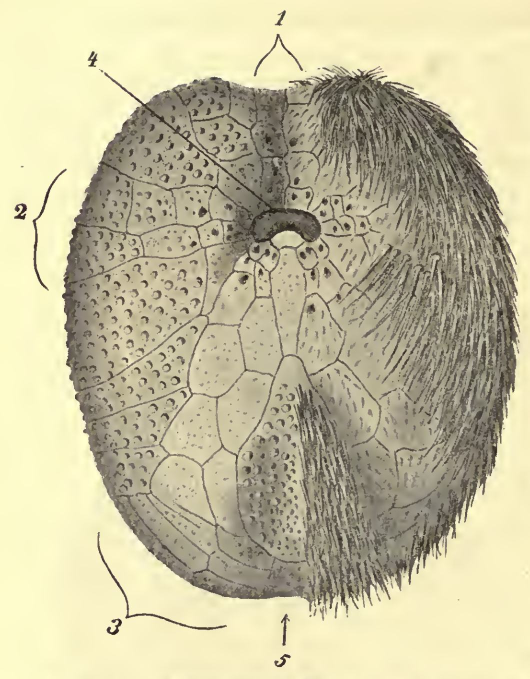


Fig. 618. **Palaeopneustes Murrayi**, nach AGASSIZ, von der Oralseite. 1 Das vordere Ambulacrum, 2, 3 das vordere rechte und das hintere rechte Ambulacrum, 4 Peristom, 5 Gegend des Afters.

I. Ordnung.
Phanerozonia.

Seesterne mit grossen, stark entwickelten Marginalplatten. Die Inframarginal- und die Supramarginalplatten stossen direct aneinander. Papulae (Kiemenbläschen) kommen nur auf der von den Supramarginalplatten umsäumten apicalen Fläche (Oberseite) des Körpers vor. Ambulacralplatten breit. In jeder Ambulacralfurche zwei Längsreihen von Füsschen. Im Mundskelet sind die Adambulacralplatten prominent. Pedicellarien, wo sie vorkommen, sitzend.

1. Familie. Archasteridae: Pararchaster, Dytaster, Plutonaster, Pseudarchaster, Archaster etc. 2. Familie. Porcellanasteridae: Das Centrum der Apicalseite zu einem kürzeren oder längeren Auswuchs ausgezogen. Porcellanaster, Hyphalaster, Ctenodiscus (Fig. 620). 3. Familie. Astropectinidae.

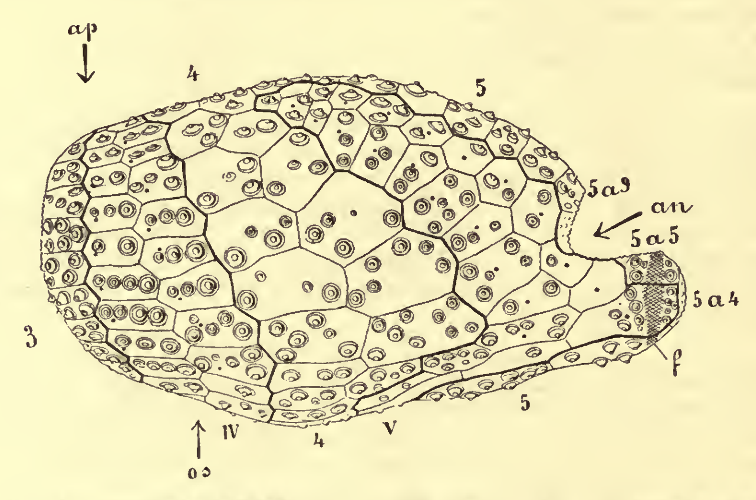


Fig. 619. **Pourtalesia Jeffreysi**, von der Seite, nach LOVÈN. Die kleineren Stachelhöcker sind nicht dargestellt. *ap* Apex, *os* Oralpol, *an* Gegend des Anus. Für die Bedeutung der Ziffern vergleiche den Text, Abschnitt „perisomatisches Skelet der Echinoiden".

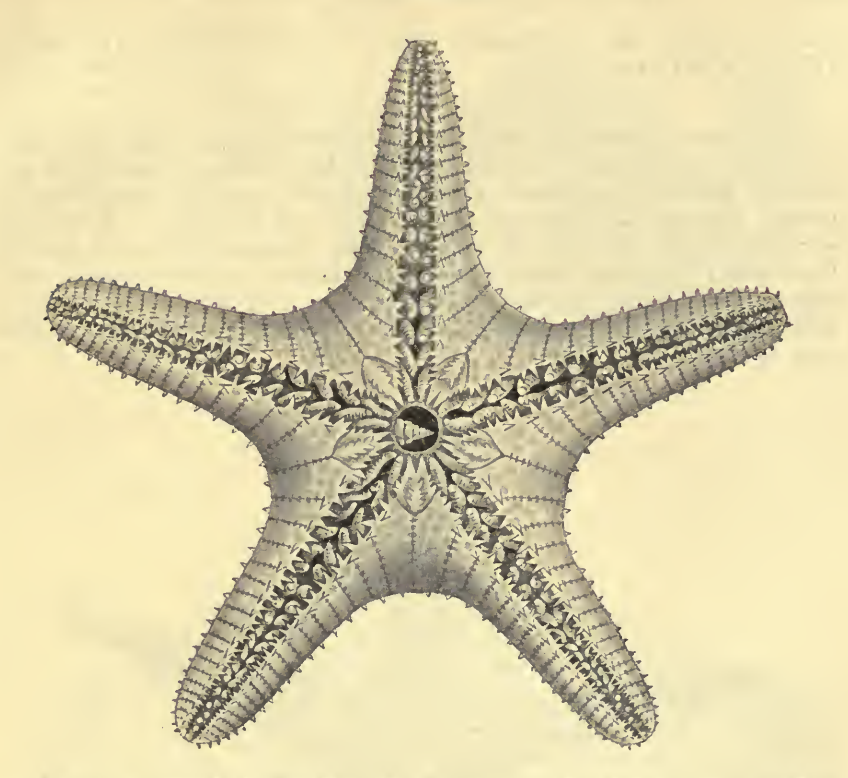


Fig. 620. Ctenodiscus procurator, nach SLADEN, von der Oralseite. Durch den Mund sieht man eine Schnecke im Magen.

Ohne After und gewöhnlich ohne Pedicellarien. Astropecten, Bathybiaster, Ilyaster, Luidia etc. 4. Familie. Pentagonasteridae: Pentagonaster, Astrogonium, Nectria, Calliaster, Stellaster, Goniodiscus, Mimaster etc. 5. Familie. Antheneidae: Anthenea (Fig. 621), Goniaster. 6. Familie. Pentacerotidae: Pentaceros, Amphiaster, Culcita, Asterodiscus etc. 7. Familie. Gymnasteriidae: Gymnasteria, Tylaster, Asteropsis,

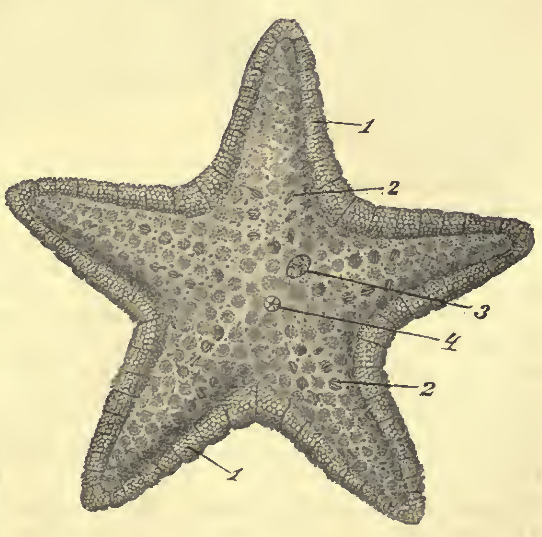


Fig. 621. Anthenea tuberculosa Gray? juv., nach SLADEN. 1 Supramarginalplatten, 2 Pedicellarien, 3 Madreporit, 4 After.

Marginaster etc. 8. Familie. Asterinidae: Ganeria, Asterina, Palmipes.

II. Ordnung. Cryptozonia.

Seesterne, deren Seitenplatten beim erwachsenen Thier undeutlich und mehr oder weniger rudimentär sind. Die Supramarginalplatten sind von den Inframarginalplatten häufig durch sich einschiebende Zwischenplatten getrennt. Die Papulae sind nicht auf die Apicalfläche beschränkt, sondern kommen häufig auch zwischen den Marginalplatten und auf der Oralfläche (Unterseite) des Körpers vor. Ambulacralplatten schmal, dicht aufeinander folgend. Füsschen oft vierreihig. Im Mundskelet sind die Ambulacral- oder Interambulacralplatten prominent. Pedicellarien sitzend oder gestielt.

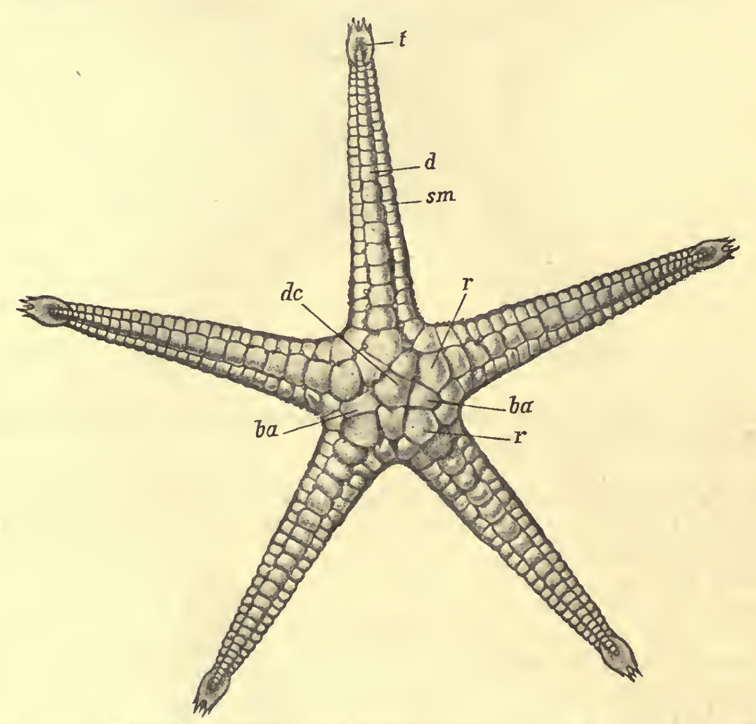


Fig. 622. Cnemidaster Wyvilli, nach Sladen. *dc* **Dorsocentrale,** *r* **Radiale,** *ba* **Basale,** *sm* **Supramarginalplatten,** *d* **Rückenplatten,** *t* **Terminale.**

1. Familie. Linckiidae: Chaetaster, Ophidiaster, Linckia, Metrodira etc. 2. Familie. Zoroasteridae: Zoroaster, Cnemidaster (Fig. 622). 3. Familie. Stichasteridae: Stichaster. 4. Familie. Solasteridae: Solaster, Crossaster, Corethraster. 5. Familie. Pterasteridae. Mit Brutraum auf der Apicalseite der Scheibe. Pteraster, Retaster, Hymenaster (Fig. 623 u. 624), Myxaster, Benthaster, Pythonaster etc. 6. Familie. Echinasteridae: Acanthaster (zahlreiche Arme), Mithrodia, Cribrella, Echinaster, Valvaster. 7. Familie. Heliasteridae. Mit zahlreichen kurzen Armen. Heliaster. 8. Familie. Pedicellasteridae: Pedicellaster. 9. Familie. Asteriidae. Füsschen

vierreihig. Asterias, Uniophora, Coronaster etc. 10. Familie. Brisingidae, mit zahlreichen, sehr langen Armen, welche von der kleinen Scheibe abgesetzt sind. Brisinga, Labidiaster[1]) etc.

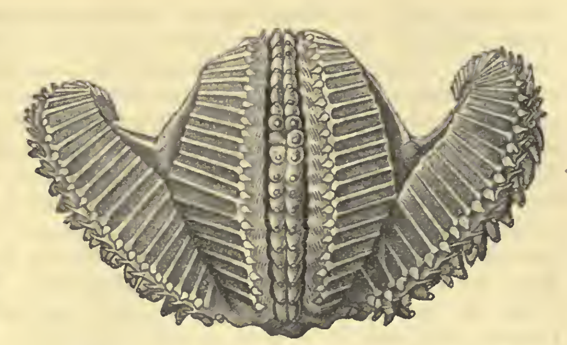


Fig. 623. Hymenaster caelatus, nach SLADEN, mit aufwärts gekrümmten Armen.

Fig. 624. Hymenaster nobilis, nach SLADEN, von der Oralseite, zu zwei Fünfteln.

IV. Klasse. **Ophiuroidea, Schlangensterne.**

In der Richtung der Hauptaxe abgeplattete Stachelhäuter, deren Körper in der Richtung der Radien zu 5 langen, runden, einfachen oder vielfach verästelten, schlanken Armen ausgezogen ist. Die Arme sind vom centralen Theile des Körpers deutlich abgesetzt und enthalten weder Blindsäcke des Darmes noch Fortsätze der Geschlechtsorgane. Die Axe

1) Diagnosen der beiden Ordnungen der Euasteroidea nach W. PERCY SLADEN, Report on the Asteroidea collected by H. M. S. Challenger, London 1889.

der Arme wird eingenommen von einer Längsreihe von gelenkig verbundenen Wirbeln, die aus zwei verschmolzenen, seitlichen Ambulacralplatten bestehen. Körper meist mit Kalkplatten bedeckt. An den Armen unterscheidet man auf der Oralseite eine Längsreihe von Bauchschildern, jederseits eine Längsreihe von stacheltragenden Seitenschildern und auf der (apicalen) Oberseite eine Längsreihe von Rückenschildern. Auf der Scheibe findet sich apicalwärts jederseits an der Basis der Arme eine grössere Platte, ein Radialschild, im ganzen 10. Auf der Oralseite der Scheibe zeichnen sich 5 interradial gelagerte Platten, die Mundschilder, durch besondere Grösse aus. Eine dieser Platten ist zugleich Madreporenplatte. Mund im Centrum der Unterseite. After fehlt. Die Ambulacralfüsschen treten an den Armen jederseits zwischen den Bauch- und Seitenschildern hervor. Auf der Unterseite der Scheibe, dicht zu den Seiten der Basis der Arme, finden sich im Ganzen 10 oder 20 schlitzförmige Oeffnungen, die Bursalspalten. Diese führen in blindgeschlossene, in die Leibeshöhle hineinragende Säcke, die Bursae, welche zur Athmung und zur Aufnahme und Entleerung der Geschlechtsproducte dienen. Entwickelung direct (bei Brutpflege und Lebendiggebären) oder mit Metamorphose (freischwimmende pelagische Larven).

I. Ordnung. Ophiurae.

Arme unverzweigt, in horizontaler Richtung beweglich, gewöhnlich deutlich gepanzert. Mundschilder, von denen eines zugleich Madreporenplatte, deutlich entwickelt.

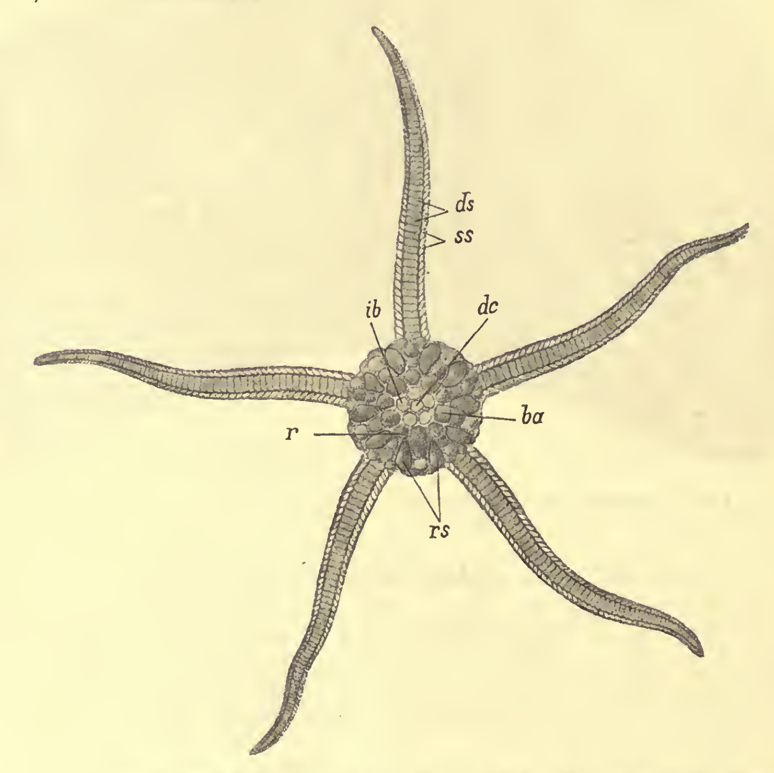


Fig. 625. Ophiolepis elegans Lütken, **nach** Lyman. *ds* **Dorsalschilder,** *ss* **Seitenschilder,** *dc* **Dorsocentrale,** *ib* **Infrabasale,** *ba* **Basale,** *rs* **Radiärschilder,** *r* **Radiale.**

1. Familie. Ophioglyphidae: Ophiura, Pectinura, Ophiolepis (Fig. 625), Ophiozona, Ophioglypha, Ophiocten, Ophiomusium. 2. Familie. Amphiuridae: Ophiactis (Fig. 626), Amphiura, Ophiocnida, Ophiocoma, Ophiacantha, Ophiothrix. 3. Familie. Ophiomyxidae. Scheibe und Arme von einer dicken, nackten Haut überzogen. Ophiomyxa, Hemieuryale.



Fig. 626. Ophiactis poa LYM. nach LYMAN. Scheibe und Anfangsstücke der Arme; von der Oralseite. 1 Bauchschilder, 2 Stacheln auf den Seitenschildern 4, 3 Tentakelschuppen, 5 Seitenmundschilder, 6 Bursalspalten, 7 Mundschilder, 8 erstes Bauchschild des Armes, 9 Torus angularis, 10 Mundpapillen.

II. Ordnung. Euryalae.

Arme einfach oder verzweigt, senkrecht und zwar oralwärts einrollbar. Unter der weichen, aber dicken äusseren Haut finden sich nur rudimentäre Schilder. Ohne Stacheln. Bei den Formen mit unverzweigten Armen kommen gewöhnlich 5 Mundschilder vor, von denen das eine Madreporenplatte ist. Die meisten Formen mit verzweigten Armen haben keine deutlichen Mundschilder. Es kommt dann entweder ein einziger Madreporit in einem oralen Interbrachialbezirk vor, oder es finden sich 5 interbrachiale Madreporiten.

Einzige Familie. Astrophytidae: Astrophyton (Fig. 627), Gorgonocephalus, Euryale, Trichaster (Arme wenig und nur an ihrem Ende dichotomisch verästelt), Astroclon (ebenso), Astrocnida (ebenso), Astroporpa (Arme ungetheilt), Astrogomphus (ebenso), Astrochele (ebenso), Astrotoma (ebenso), Astroschema (ebenso), Ophiocreas (ebenso) etc.

V. Klasse. **Pelmatozoa.**

Stachelhäuter, welche mit der Mitte ihrer apicalen Fläche dauernd oder vorübergehend befestigt sind, so dass die orale Fläche mit dem Mund in der Mitte nach oben schaut. Gewöhnlich erhebt sich der Körper vermittelst eines gegliederten, an den Apex inserirenden Stieles auf dem Boden. Der Stiel ist von einem axialen Kanal durchzogen, in welchem Blutgefässe und Nerven verlaufen. Er kann jedoch nur auf die Jugendform beschränkt sein, indem sich der Körper später von ihm loslöst. Bei einzelnen festsitzenden Formen kommt er überhaupt nicht zur Ausbildung. Das apicale Plattensystem besteht aus einer Dorsocentralplatte, 5 Basalia und 5 Radialia, zu denen häufig noch 5 Infrabasalia und Interradialia in wechselnder Zahl hinzukommen. Selten ist 6 die Grundzahl der Strahlen. Die erwähnten Platten bilden einen Becher oder Kelch, welcher die Eingeweidemasse entweder einfach trägt oder mehr oder weniger vollständig umschliesst, und an seinem Rande gegliederte Anhänge, die Arme und Pinnulae, trägt.

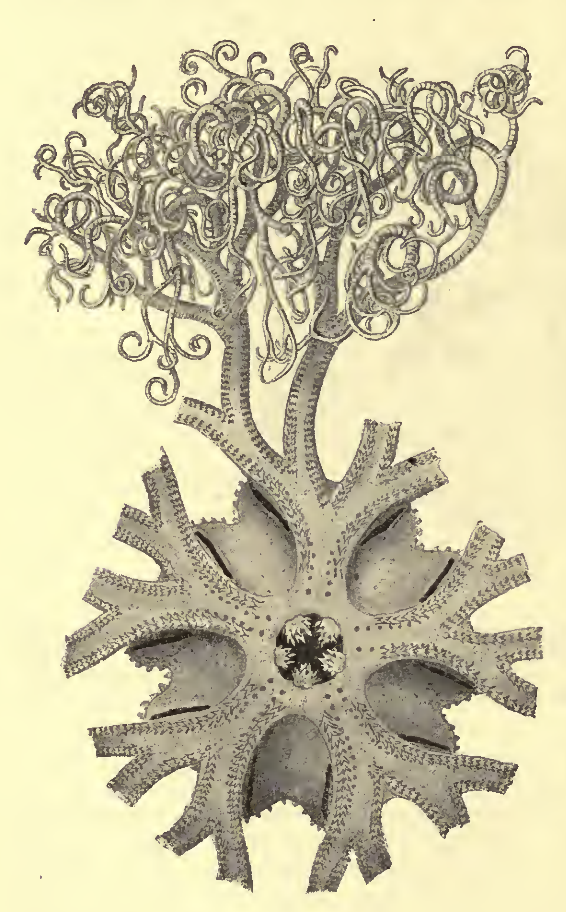


Fig. 627. Astrophyton Lincki, MÜLLER und TROSCH, von der Oralseite (Original).

Die nach oben gekehrte Oralseite des Körpers ist häufig mit 5 Oralplatten, welche den centralen Mund umstellen oder bedecken, ausgestattet, und ausserdem kann sie noch in sehr verschiedener Weise mit radial oder interradial gelagerten Platten gepanzert sein. Es kann aber diese Kelchdecke auch nackt oder mit nur sehr kleinen, losen Kalkstücken besetzt sein. Der After findet sich, gewöhnlich auf einer kürzeren oder längeren Röhre, excentrisch in einem Interradius der (oralen) Kelchdecke, bisweilen jedoch an der Grenze zwischen Kelchdecke und Kelch (Apicalkapsel). Der den Schlund umgebende Ringkanal des Ambulacralgefässsystems communicirt nicht direct mit der Aussenwelt. Die Radialkanäle des Ambulacralgefässsystems treten in die Arme ein. Diese besitzen an ihrer oralen (nach oben gekehrten) Seite eine Nahrungsfurche. Die Ambulacralfüsschen, die sich am Rande dieser Furchen er-

heben, sind tentakelförmig und stehen nicht im Dienste der Locomotion, sondern der Athmung und wohl auch der Nahrungszufuhr. Entwickelung, soweit bekannt, mit Metamorphose.

I. Unterklasse. **Crinoidea, Seelilien, Armlilien.**

Pelmatozoen mit langen, gewöhnlich verzweigten Armen. Die Arme sind gegliedert und die aufeinander folgenden Glieder durch Muskeln und Bänder verbunden. Die Arme können sich ausbreiten und oralwärts zusammenschliessen oder einrollen. Sie tragen gegliederte, unverzweigte Anhänge, die Pinnulae. Das Nervensystem ist nach der gewöhnlichen Ausdrucksweise ein doppeltes, nämlich ein apicales und ein orales. Das apicale Nervensystem besteht aus einem Centraltheil, welcher im Apex des Kelches liegt, und von diesem ausstrahlenden Strängen, die das Skelet des Stieles, der Arme und der Pinnulae durchsetzen. Das orale Nervensystem besteht aus einem circumoralen Nervenring und davon ausstrahlenden Strängen, welche in die Arme verlaufen, sich mit ihnen verästeln und dabei eine epitheliale Lage im Grunde der Nahrungsfurchen innehalten. Die Nahrungsfurchen der Arme treten an deren Basis auf die Kelchdecke über, in welcher sie zum centralen Mund verlaufen. Ambulacraltentakelchen können fehlen. Der Ambulacralgefässring (Ringkanal) steht durch mehrere Steinkanäle mit der Leibeshöhle und diese durch Wasserporen mit der Aussenwelt in offener Communication. Der Mund liegt nur sehr selten (Actinometra) excentrisch auf der Kelchdecke. Die Geschlechtsorgane erstrecken sich in die basalen Theile der Arme und in deren Pinnulae hinein. Die Geschlechtsproducte gelangen aber nur in den Pinnulae zur Reife.

Die alte Eintheilung in Palaeocrinoidea und Neocrinoidea stellt sich immer mehr als eine künstliche heraus, doch dürfte auch das nachfolgende System nichts weniger als definitiv sein [1]).

I. Ordnung. Inadunata.

Kelch relativ klein; Apicalkapsel mit monocyclischer oder dicyclischer Basis, im letzteren Falle 3 oder 5 Infrabasalia und 3 oder 5 Basalia. Im übrigen besteht die Apicalkapsel nur aus den 5 (bisweilen getheilten) Radialia. Im hinteren Interradius sehr häufig 1—3 asymmetrisch gelagerte Analplatten, in den übrigen Interradien keine Platten.

Kelchdecke verschieden. Bei einigen Formen (Larviformia) finden sich 5 grosse Oralplatten, welche, sich am Rande des Kelches erhebend und direct den Radialia aufsitzend, eine die Nahrungsfurchen der Scheibe und den Mund bedeckende, geschlossene Pyramide bilden. Bei zahlreichen anderen Formen liegen die Oralia (welche theilweise resorbirt sein können) in der Mitte der Kelchdecke. Die hintere Oralplatte ist häufig grösser als die übrigen und zwischen diesen nach vorn verschoben. Zwischen den Oralia und dem Kelchrand treten auf der Kelchdecke die Ambulacren zu Tage, jederseits eingefasst durch eine Längsreihe von kleinen Seitenstücken und die Ambulacralfurchen bedeckt von kleinen Deckstücken. In den Interambulacralbezirken Interambulacralstücke von verschiedener Form, Grösse und Anordnung. Im hinteren Interambulacralfeld ist die Kelchdecke häufig zu einem getäfelten Sacke, dem sogenannten Ventralsacke (Fistulata) ausgebuchtet, der, von verschiedener Gestalt und Grösse (bisweilen sogar die Arme überragend),

1) Hauptsächlich nach WACHSMUTH und SPRINGER's und HERBERT CARPENTER's neueren Arbeiten. Siehe Literaturverzeichniss.

neben dem Enddarm einen grossen Theil der Leibeshöhle enthielt. After an der Spitze oder der Vorderseite des Ventralsackes.

Arme bis an ihre Basis (bis zu den Radialia der Apicalkapsel) frei, (daher Inadunata), einfach oder verästelt, mit oder ohne Pinnulae. Im letzteren Falle sind die Nahrungsfurchen der Arme von zwei Reihen alternirender, keilförmig ineinander greifender Plättchen bedeckt, welche wahrscheinlich aufgerichtet werden konnten.

Fast ausschliesslich paläozoische Formen.

A. Monocyclica.

Mit monocyclischer Basis (ohne Infrabasalia). Haplocrinus (Typus der sogenannten Larviformia, ohne Analplatte) (Fig. 628). Heterocrinus, Herpetocrinus, Pisocrinus, Catillocrinus, Hybocrinus, Iocrinus, Symbathocrinus, Belemnocrinus, Cupressocrinus, Gasterocoma?

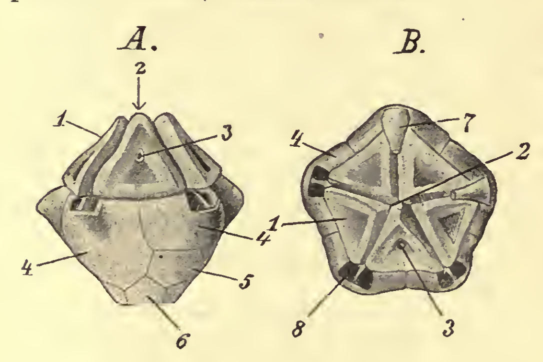


Fig. 628. Haplocrinus mespiliformis, nach Wachsmuth und Springer. *A* Von der Analseite; *B* von der Oralseite. 1 Oralia, 2 Oralpol, 3 Anus, 4 Radialia, 5 abgetheiltes Radiale, 6 Basalia, 7 Basalstück des Armes, 8 Ansatzstelle des Armes.

B. Dicyclica.

Mit dicyclischer Basis (mit Infrabasalia). Fam. Dendrocrinidae: Dendrocrinus, Zeacrinus, Homocrinus. Fam. Decadocrinidae: Botryocrinus, Vasocrinus, Barycrinus, Atelestocrinus, Encrinus (Fig. 629) (ohne Analplatte, Ventralsack auf einen kurzen Conus reducirt, Trias), Tribrachiocrinus, Agassizocrinus. Fam. Cyathocrinidae: Cyathocrinus (Fig. 630), Gissocrinus, Lecythocrinus, Hypocrinus.

In die Nähe der Inadunata gehört vielleicht die Gattung Marsupites aus der Kreide und folgende recente Familien, bei denen 5 grosse, getrennte Oralia vorkommen, der Ventralsack auf eine Analröhre reducirt ist und in der Apicalkapsel keine Analia auftreten. Holopidae (Fig. 631) (Lias, Kreide, Gegenwart), Hyocrinidae (Fig. 632) (Lias, Gegenwart), Bathycrinidae (lebend).

II. Ordnung. Camerata.

Platten des Kelches fest durch Nähte (Suturen) verbunden. Die Apicalkapsel zeigt die Tendenz zu einer reichen Entwickelung ihres Plattensystems, indem sie die basalen (proximalen) Armstücke (Brachialia) in geringerer oder grösserer Ausdehnung in sich aufnimmt. Diese werden in den Interradien durch verschieden zahlreiche Interradialplatten verbunden, zu denen im Analinterradius noch besondere Analplatten hinzutreten können. Wo die Arme so weit in den Kelch aufgenommen sind, dass sie sich — bevor sie frei werden — schon im Kelche verästeln,

können Interbrachialia, Distichal- und Palmarplatten etc. die Armzweige verbinden. Auf jedes der 5 Radialia folgen meist 2 Costalplatten. Auch die Kelchdecke ist durch fest verbundene Platten reich gepanzert, und sie wölbt sich oft sehr stark vor, eine „Ventralkapsel“ bildend. Der in der Mitte dieser Ventralkapsel liegende Mund ist von 5 fest vereinigten Oralplatten bedeckt, von denen die hintere, häufig grössere zwischen die 4 übrigen hineintritt. Die Ambulacren mit ihren Seitenstücken und Deckstücken sind meist von aussen nicht sichtbar, indem die sie seitlich be-

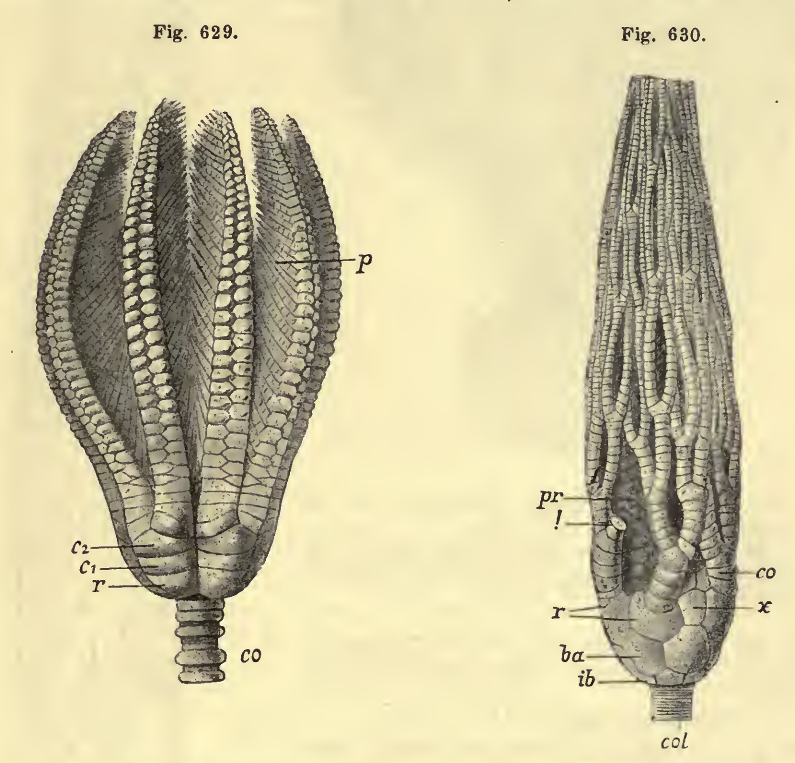


Fig. 629. **Encrinus liliiformis**, Original. c_1, c_2 Costalia, *r* Radiala, *co* Stiel, *p* Pinnulae.

Fig. 630. **Cyathocrinus longimanus**, nach ANGELIN. *pr* Proboscis, *!* Bruchstelle eines Armes, *r* Radialia, *ba* Basalia, *ib* Infrabasalia, *col* Stiel, *x* Analplatte, *co* Costalia.

grenzenden Interambulacralplatten, die oft in grosser Zahl auftreten, durch Fortsätze fest über ihnen zusammenschliessen und sie von aussen bedecken. Die Ambulacren theilen sich in ihrem Verlaufe an die Basis der freien Arme so oft, als die Arme in der Dorsalkapsel sich theilen. Die Interradialia der Dorsalkapsel setzen sich sehr oft ohne irgendwelche scharfe Grenze in die interradial gelagerten Interambulacralstücke der Kelchdecke fort. Der von festen Analplatten umgebene subcentrale, seltener centrale, Anus ist entweder sitzend oder kommt an die Spitze einer schornsteinförmigen Verlängerung der Ventralkapsel zu liegen, die, unpassend als Proboscis bezeichnet, über die Arme emporragen kann. Arme einfach oder getheilt, beim erwachsenen Thiere fast ohne Ausnahme zweizeilig, mit primitiver Articulation, mit dicht zusammengefalteten Pinnulae. Dorsalkanäle (in

Fig. 631.



Fig. 632.

Fig. 631. **Holopus Rangi** d'Orbigny, von der Trivialseite. Nach P. H. Carpenter.

Fig. 632. **Hyocrinus Bethellianus**, nach P. H. Carpenter. 1 Oralplatten, 2 Interambulacralplättchen, 3 Radiale, 4 Basale, 5 Stiel, 6 Arme.

den Armstücken) sind nie zur Beobachtung gelangt. Ausschliesslich paläozoische Formen.

1. Familie. Reteocrinoidae.

Apicalkapsel mit monocyclischer oder dicyclischer Basis. 4 oder 5 Basalia. Interradial- und Interaxillarfelder tief eingesunken, mit einer grossen Anzahl unregelmässiger, unbeweglicher Stücke gepanzert, die sich auf die Interambulacralfelder der Kelchdecke fortsetzen. Hinterer interradialer Bezirk breiter, durch eine senkrechte Reihe ziemlich grosser Analplatten getheilt. Anus subcentral. Arme einzeilig. Pinnulae stark. Reteocrinus, Xenocrinus.

2. Familie. Rhodocrinidae.

Apicalkapsel mit dicyclischer Basis. Der Kranz der 5 Radialia unterbrochen durch den Kranz der 5 ersten Interradialia, die direct auf den Basalia ruhen. Interradialbezirke von regelmässigen, bestimmt an-

geordneten Platten gepanzert. Hinteres Interradialfeld wenig abweichend. Kelchdecke dicht getäfelt. Die Täfelung der apicalen Interradialbezirke continuirlich in die des Kelches übergehend. Ambulacra äusserlich nicht sichtbar. Oralia oft undeutlich. Anus subcentral. Rhodocrinus, Ollacrinus, Rhipidocrinus.

3. Familie. Glyptasteridae.

Basis dicyclisch. Interradialia nicht in Berührung mit den Basalia, mit Ausnahme der ersten Basalplatte, welche sich an das hintere Basale anschliesst. Interradialbezirke der Apicalkapsel und Kelchdecke ähnlich wie bei den Rhodocriniden. Oralplatten distinct. Anus subcentral. Glyptaster.

4. Familie. Melocrinidae.

Basis monocyclisch, 3—5 Basalia. Die Basalia nur mit den Radialia in Contact. Interradialfelder der Apicalkapsel mit zahlreichen grossen, regelmässig angeordneten Platten. Platten der Kelchdecke oft klein und unregelmässig. Oralia deutlich. Anus subcentral. Melocrinus (Fig. 633), Mariacrinus, Glyptocrinus, Stelidiocrinus.

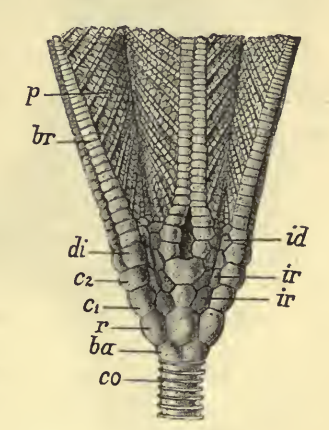


Fig. 633. Melocrinus typus Br. *p* Pinnulae, *br* Arme, *di* Distichalia, c_1, c_2 erstes und zweites Costale, *r* Radiale, *ba* Basale, *co* Stiel, *ir* und *id* Interradialia.

5. Familie. Actinocrinidae.

Basis monocyclisch, 3, selten 4 Basalia. Die erste Analplatte ruht auf dem Basalkranz; die ersten Interradialia in Contact mit dem Radialkranz. Kelchdecke meist hochgewölbt, aus zahlreichen, fest verbundenen, wenigstens theilweise grossen Platten bestehend, die eine bestimmte Anordnung zeigen. Die Ambulacra der Kelchdecke mit ihrem Skelet verborgen, nur bei Formen mit flacherer Kelchdecke zu Tage tretend. Anus subcentral. Oralia meist deutlich. Carpocrinus, Agaricocrinus, Periechocrinus, Megistocrinus, Actinocrinus, Teleiocrinus, Steganocrinus, Amphoracrinus, Physetocrinus, Strotocrinus, Batocrinus (Fig. 634), Eretmocrinus, Dorycrinus.

6. Familie. Platycrinidae.

Basis monocyclisch. Die 3 Basalia ungleich. Anal- und Interradialplatten nicht in Contact mit den Basalia. Die sehr grossen Radialia bilden zusammen mit den Basalia fast die ganze Apicalkapsel. An jedes Radiale schliesst sich eine kurze und kleine Costalplatte an. Die darauf folgenden Brachialia verschiedener Ordnung (Distichalia, Palmaria etc.) sind frei (gehören zu frei abstehenden Armen). In jedem Interradius wenigstens 3 Interradialia, die aber mehr oder weniger auf die Oralseite verschoben erscheinen. Im proximalen (apicalen) Interradialring keine specielle Analplatte, dieser Ring besteht in jedem Interradius aus 3—5 quer gelagerten Platten, von denen die mittlere die grösste ist. Oralia gross. Kelchdecke meist hochgewölbt. Die Ambulacren mit ihren Decktäfelchen treten häufig frei zu Tage. Anus subcentral. Platycrinus (Fig. 635), Marsupiocrinus, Eucladocrinus.

Fig. 634. Fig. 635.

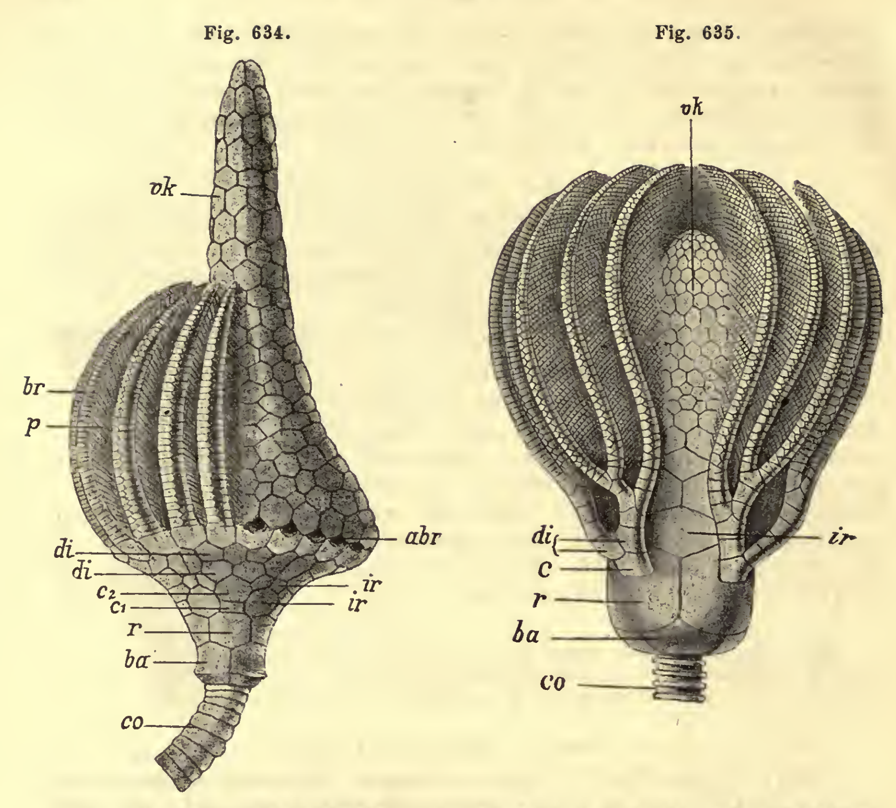


Fig. 634. **Batocrinus pyriformis** SHUM. nach MEEK & WORTHEN. *vk* Ventralkapsel, *br* Arme, *p* Pinnulae, *di* Distichalia, c_1, c_2 Costalia, *r* Radialia, *ba* Basalia, *co* Stiel, *ir* Interradialia, *abr* Ansatzstellen der Arme.

Fig. 635. **Platycrinus triacontadactylus** nach M'COY. *di* Distichalia, *c* Costale, *r* Radiale, *ba* Basale, *co* Stiel, *ir* Interradialia, *vk* Ventralkapsel.

7. Familie. Crotalocrinidae.

Basis dicyclisch. Die Apicalkapsel besteht fast ausschliesslich aus den typischen Platten des Apicalsystems (Infrabasalia, Basalia und Radialia), zu denen noch eine Analplatte hinzukommt. Die Brachialia (bis zu denen IV. Ordnung) der einzelnen Strahlen mit einander fest durch Suturen verbunden. Arme sehr beweglich, uniserial, lang, vielfach verzweigt; Zweige frei oder mit einander derart verbunden, dass sie ein continuirliches Netzwerk um den Kelch bilden, oder ein solches, das entsprechend den Strahlen in 5 blattähnliche Lappen getheilt ist. Arme und ihre Zweige von grossen Axenkanälen durchbohrt. Kelchdecke flach, reich getäfelt mit deutlichen Oralia, Interradialia und Analia; Ambulacra äusserlich sichtbar, mit ansehnlichen, starren Deckstücken, die mit den übrigen Platten zusammen die starre Kelchdecke zusammensetzen. Anus subcentral.

(Diese Familie unterscheidet sich von allen übrigen durch das Vorhandensein der Axenkanäle und durch die Beweglichkeit der freien Armglieder.) Crotalocrinus, Enallocrinus.

8. Familie. Hexacrinidae.

Basis monocyclisch. 2 oder 3 Basalia. Die erste Analplatte ruht auf dem Basalkranz und ist von ähnlicher Gestalt wie die Radialia. Im übrigen wie die Platycriniden. Hexacrinus, Talarocrinus.

9. Familie. Acrocrinidae.

Basis monocyclisch. 2 Basalia, von den Radialia getrennt durch eine breite Zone kleiner Platten, die in Ringen um die Basalia angeordnet sind und den grössten Theil der Apicalkapsel ausmachen. Auf jedes Radiale folgen 2 Costalia. Die Radialia und Costalia der 5 Strahlen seitlich gesondert. Interradialia in 2 Ringen, im ersten je 2, im zweiten je 1, das aber grösser ist als die 2 ersteren. Hinterer Interradius bedeutend grösser mit doppelt so viel Interradialia, zwischen welche ausserdem noch eine senkrechte Reihe von Analplatten eingeschaltet ist. Acrocrinus.

10. Familie. Barrandeocrinidae.

Basis monocyclisch. 3 Basalia. Die erste Analplatte ruht auf dem Basalkranz. Die Interradialia ruhen auf den abgeschrägten, oralen Enden der Radialia. Arme auf den Kelch zurückgebogen, seitlich vermittelst ihrer Pinnulae verwachsen, so dass sie um den Kelch herum eine feste Hülle (Integument) bilden. Barrandeocrinus.

11. Familie. Eucalyptocrinidae.

Basis monocyclisch. Die Apicalkapsel besteht aus 4 Basalia, 5 Radialia, 2 $\times$ 5 Costalia, 2 $\times$ 10 Distichalia, 3 $\times$ 5 Interradialia und 1 $\times$ 5 Interbrachialia. Keine Analplatten. Die Kelchdecke besteht aus 5 grossen Interradialia, 5 grossen und 10 kleinen Interbrachialia, den Oralplatten und 2 weiteren am Scheitel gelegenen Stücken. Anus ganz ins Centrum gerückt. Die Platten der Kelchdecke bilden 10 Nischen, in deren Grunde je 2 Ambulacralfurchen zu der Basis der 10 Armpaare verlaufen, die von den Nischen aufgenommen werden. Eucalyptocrinus, Callicrinus.

III. Ordnung. Articulata (Ichthyocrinidae).

Skelet biegsam. Im hinteren Interradius des Kelches kommen häufig Analplatten vor. Basis dicyclisch. 3 ungleich grosse Infrabasalia, die gewöhnlich vom obersten Stielglied verdeckt sind. Radialia durchbohrt. An sie reihen sich ein bis mehrere Costalia an. Kranz der Radialia + Costalia geschlossen oder durch eine oder mehrere Platten in jedem Interradius durchbrochen. Die Brachialia I., II. und oft auch III. Ordnung in den Kelch einbezogen. Die Radialia und die einzelnen Brachialia gelenkig unter einander verbunden. Arme einzeilig. Pinnulae scheinen zu fehlen. Interradialia von unregelmässiger und verschiedenartiger Gestalt, Grösse und Anordnung, inconstant (können bei einer und derselben Art fehlen oder vorhanden sein). Im hinteren Interradius häufig eine asymmetrische Platte. Kelchdecke nur bei wenigen Formen bekannt, weich und biegsam, indem die in ihr liegenden Platten nicht fest mit einander verwachsen sind. 5 ungleich grosse, getrennte Oralia um den offenen Mund gruppirt, das hintere Orale das grösste. Ambulacra mit den sie bedeckenden Decktäfelchen äusserlich zu Tage tretend. Zwischen ihnen Interambulacralplatten, die sich bisweilen durch beträchtlichere Grösse auszeichnen. Interambulacralfelder häufig eingesunken. Nahrungsfurchen der Arme eingefasst durch bewegliche Deckplättchen. Excentrisch im hinteren Interradius der Kelchdecke ein getäfelter Fortsatz (Analröhre mit After?).

Familie Ichthyocrinidae. Paläozoische Formen. Ichthyocrinus, Forbesiocrinus, Cleiocrinus, Taxocrinus (Fig. 636) etc.

Hier sind wahrscheinlich anzuschliessen das stiellose Genus Uintacrinus aus der oberen Kreide und die lebende stiellose Gattung Thaumatocrinus (Fig. 637). (Diagnose der letzteren: Vom Stiel nur das oberste Glied als Centrodorsale erhalten. Die Apicalkapsel besteht, abgesehen von dem Centrodorsale, aus 5 Basalia, 5 Radialia und 5 Interradialia, welche auf dem Basalkranz ruhen und mit den Radialia alterniren. Kelchdecke mit centralem, offenem Mund, welcher von einer Pyramide von 5 grossen, gesonderten Oralia geschützt wird. Zwischen Oralia und Kelchrand [oder dem oralen Rand der Interradialia der Apicalkapsel] ist die Kelchdecke von undeutlich in 2—3 Reihen angeordneten kleinen Plättchen von unregelmässiger Gestalt besetzt. Das anale Interradiale trägt einen kurzen, gegliederten Anhang. Daneben ein kurzer Analtubus. 5 ungetheilte Arme mit Pinnulae.)

Fig. 636. Fig. 637.

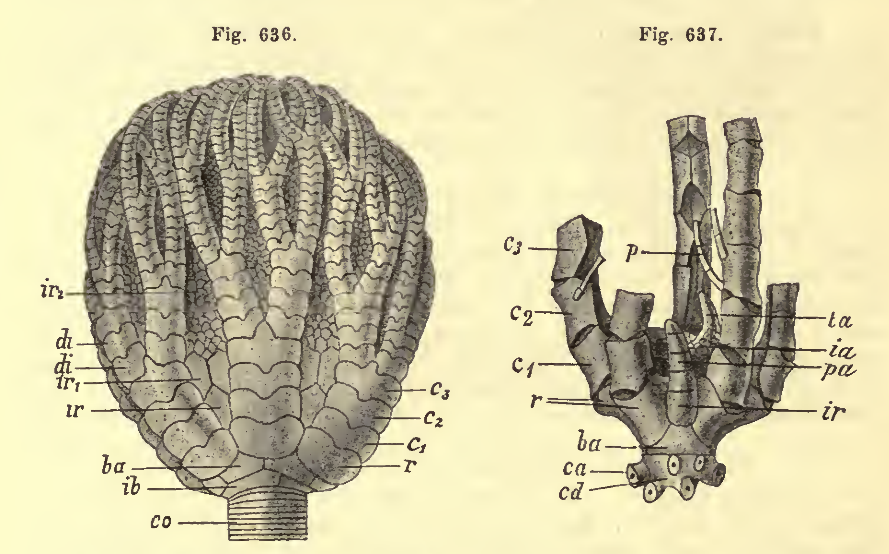


Fig. 636. **Taxocrinus multibrachiatus** Ly. und Cass. *ir*, ir_1 und ir_2 Interradialia, *di* Distichalia, *ba* Basalia, *ib* Infrabasalia, *co* Stiel, *r* Radialia, c_1, c_2 und c_3 Costalia.

Fig. 637. **Thaumatocrinus renovatus** P. H. C. nach P. H. Carpenter. Kelch von der Analseite. c_1, c_2 und c_3 Costalia, *r* Radialia, *ca* Cirrusansätze, *cd* Centrodorsale, *ir* Interradiale, *ia* Interradialia analia, *pa* Processus analis, *ta* Tubus analis, *p* Pinnulae.

IV. Ordnung. Canaliculata.

Kelch regelmässig fünfstrahlig. Basis dicyclisch, aber die Infrabasalia gewöhnlich nicht gesondert, sondern mit dem obersten Stielgliede zu einem Centrodorsale verschmolzen. 5 Basalia, bisweilen äusserlich nicht sichtbar. Auf jedes Radiale folgen 2 Costalia. Analia fehlen immer (dadurch wird die Regelmässigkeit des Kelches bedingt). Interradialia fehlen mit seltenen Ausnahmen. 5 einfache oder 1 bis 10 Mal getheilte Strahlen. Kelchdecke gewöhnlich flach mit offenem Mund und zu Tage tretenden Ambulacra. Oralia selten vorhanden. Kelchdecke häufig durch kleine, lose liegende Täfelchen gepflastert. Stiel entweder nur in der Jugend oder auch im Alter vorhanden. Basalia und Radialia von Dorsal-

kanälen durchbohrt. Hierher gehören neben mesozoischen und tertiären Formen die meisten lebenden Vertreter der Crinoiden.

1. Familie. Apiocrinidae.

Kelch gross, besteht aus dem verbreiterten Centrodorsale, 5 gleich grossen Basalia, 5 Radialia und 2 × 5 Costalia. Auch Distichalia können sich am Aufbau des Kelches betheiligen. Intercostalia und Interdistichalia können vorkommen. Kelchdecke unbekannt. Arme gewöhnlich verästelt, einzeilig. Stiel ohne Cirren. Jura, untere Kreide. Apiocrinus.



Fig. 638. Metacrinus Murrayi nach P. H. Carpenter. Die meisten Arme und der grösste Theil des Stieles abgebrochen. *p* Pinnulae, *ci* Cirren, *ng* Quirlglied.

2. Familie. Bourgueticrinidae.

Kelch höher als dick, besteht aus dem Centrodorsale, 5 Basalia und 5 Radialia. 5 Arme, Armglieder paarweise durch Syzygialnähte verbunden. In der Kelchdecke 5 Oralia; Interambulacralbezirke im übrigen ungetäfelt. Ambulacra mit Deckplättchen, aber ohne Seitenplättchen. Stiel mit Wurzelausläufern an der Basis, oder mit unregelmässig angeordneten Cirren. Oberer Jura, Kreide, tertiär, recent. Rhizocrinus (Bourgueticrinus).

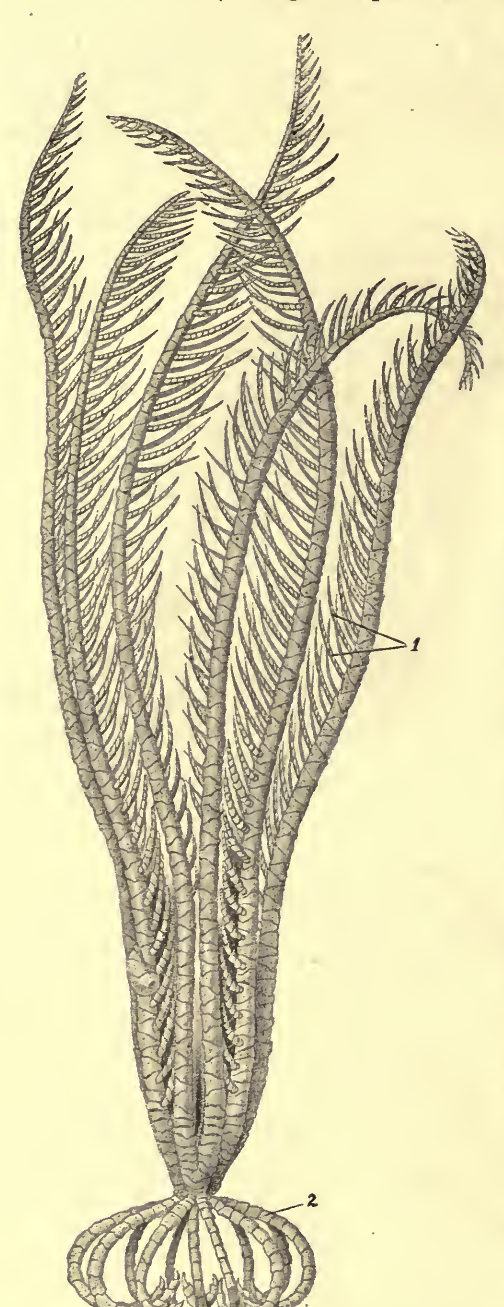


Fig. 639. **Antedon incisa, nach P. H. Carpenter. 1 Arme, 2 Ranken.**

3. Familie. Pentacrinidae.

Kelch im Vergleich mit dem Stiel und den Armen klein, besteht aus 5 Basalia und 5 Radialia. (In der Gattung Extracrinus sind die Infrabasalia gesondert.) Strahlen 1—10 Mal getheilt. Stiel von Abstand zu Abstand mit Wirteln von Cirren. Keine Wurzelausläufer am Stiele. Ein oder mehr freie Costalia. Oralia fehlen beim erwachsenen Thier. Trias, Jura, tertiär, recent. Pentacrinus, Metacrinus (Fig. 638), Extracrinus, Balanocrinus.

4. Familie. Comatulidae.

Im Alter frei, als Larve gestielt. Der Kelch ist apicalwärts geschlossen durch das mit den larvalen Infrabasalia verschmolzene oberste Glied des Stieles der Larve, welches Cirren trägt und sich vom übrigen Stiele loslöst. Die Basalia äusserlich sichtbar oder eine innere verborgene Rosette bildend. 5 oder 10 einfache oder verästelte Strahlen. Auf die Radialia des Radialkranzes folgen bei

den Formen mit getheilten Armen gewöhnlich 2 fixirte Costalia. Interradialia fehlen. Ebenso die Oralia beim erwachsenen Thiere. Atelecrinus (Basalia äusserlich sichtbar), Eudiocrinus, Antedon (Fig. 639), Promachocrinus, Actinometra (Actinometra ist das einzige Crinoidengenus mit **excentrischem** Munde). Seit der Jurazeit, zahlreiche lebende Arten.

II. Unterklasse. **Cystoidea, Seeäpfel, Beutelstrahler.**

Körper (Kelch) eiförmig oder kuglig, mit sehr verschieden zahlreichen, selten ganz regelmässig, häufig regellos angeordneten Platten gepanzert; gestielt, sitzend oder (selten) frei. Arme in vielen Fällen unbekannt, bei zahlreichen Formen vielleicht fehlend; wenn vorhanden, schwach entwickelt, pinnulaeähnlich, sich in der Nähe des Mundes erhebend. Vom Munde strahlen auf den Kelch unregelmässig angeordnete Nahrungsfurchen aus. In einiger Entfernung vom Munde eine zweite Oeffnung (Afteröffnung) und zwischen beiden eine dritte von unbekannter Bedeutung. Doppelporen oder Porenrauten auf einigen oder auf allen Platten. Paläozoische Pelmatozoen, deren Organisation noch sehr räthselhaft ist.

I. Ordnung. Cystocrinoidea. Vergl. den Abschnitt über das perisomatische Skelet der Cystoideen. Porocrinus, Caryocrinus, Echinoencrinus, Cystoblastus (Fig. 640 u. 640a).

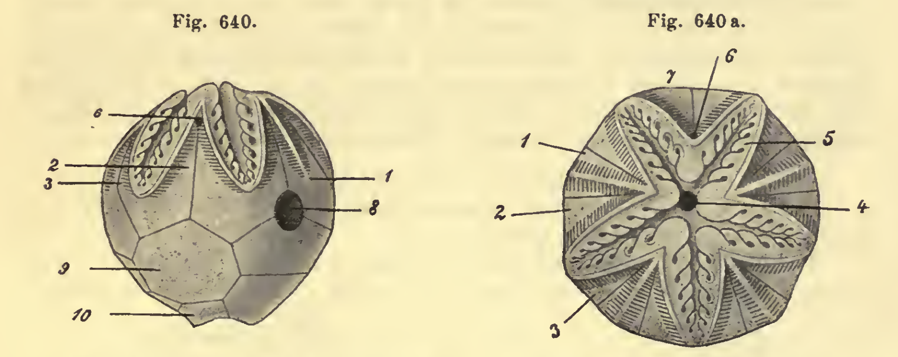


Fig. 640. Cystoblastus Leuchtenbergi. 1 Interradiale; 2, 3 Radiale, 9 Basale, 10 Infrabasale, 8 Anus, 6 Genitalöffnung.

Fig. 640 a. Cystoblastus Leuchtenbergi, von der Oralseite; nach VOLBORTH. 4 Mund, 5 Ambulacrum.

II. Ordnung. Eucystoidea: Protocrinus (Fig. 641), Glyptosphaerites, Orocystis (Fig. 642), Echinosphaera, Aristocystis, Ascocystis, Mesites, Agelacrinus (Fig. 643).

III. Unterklasse. **Blastoidea, Knospenstrahler.**

Armlose Pelmatozoa von birnförmiger, keulenförmiger, eiförmiger oder kugliger Gestalt. Körper gewöhnlich regulär strahlig. Mit monocyclischer Basis. 3 Basalia, 1 kleineres und 2 grössere. 5 Radialia, die zur Aufnahme der 5 Ambulacra mehr oder weniger tief ausgeschnitten sind. 5 Interradialia, welche über den 5 Radialia liegen und das Peristom umstellen. Eines von ihnen ist vom After durchbohrt. Die Ambulacra sind jederseits von einer einfachen oder doppelten Längsreihe von gegliederten, pinnulaeartigen Anhängen umstellt. Ambulacra mit Seitenplatten und

Fig. 641.

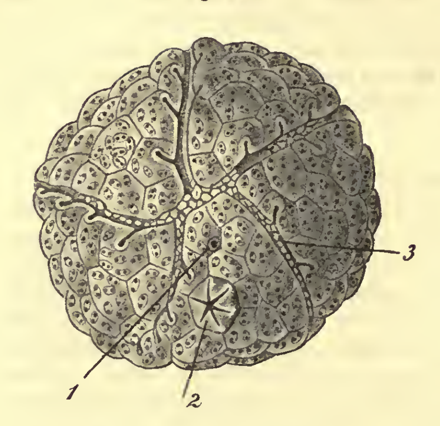


Fig. 642.

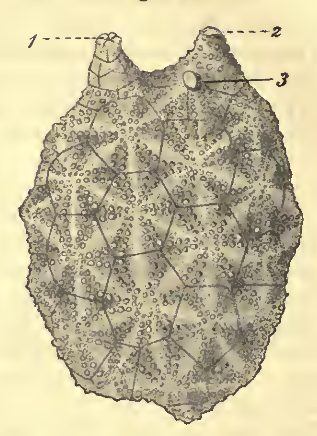


Fig. 641. **Protocrinus oviformis** EICHWALD, nach VOLBORTH. 2 Anus, 1 dritte Oeffnung, 3 Ambulacrum.

Fig. 642. **Orocystis Helmhackeri** BAUR, nach BARRANDE. 1—3 Die 3 Oeffnungen.

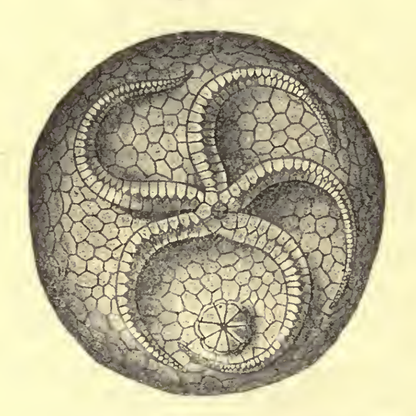
Nebenseitenplatten. In jedem Ambulacrum findet sich unter den Seitenplatten ein Lanzettstück, welches der Länge nach von einem Kanal durchbohrt ist, in welchem wahrscheinlich ein radiärer Ambulacralgefässstamm verlief. 10 Gruppen von „Hydrospiren" an den Radialia und Interradialia. Peristom von kleinen Deckstückchen bedeckt, welche sich in Deckstücke der Ambulacra fortsetzen. Ueber das Nähere vergl. den Abschnitt, welcher vom Skeletsystem handelt. Paläozoische Formen.

I. Ordnung. Regulares.

Gestielte Blastoideen mit symmetrischer Basis. Die Radialia und Ambulacra sind unter sich gleich.

1. Familie. Pentremitidae: Pentremites (Fig. 644), Pentremitidea, Mesoblastus. 2. Familie. Troostoblastidae:

Fig. 643.



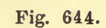


Fig. 644.

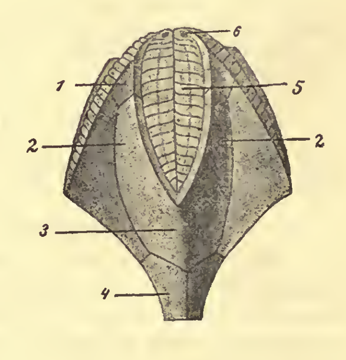


Fig. 643. **Agelacrinus cincinnatensis.**

Fig. 644. **Pentremites**, von der Seite, ohne Pinnulae. 1 Interradiale = Deltoid, 2, 3 Radiale, 4 Basale, 5 Ambulacrum, 6 Spiraculum.

Troostocrinus, Metablastus etc. 3. Familie. Nucleoblastidae: Elaeocrinus, Schizoblastus, Cryptoblastus. 4. Familie. Granatoblastidae: Granatocrinus (Fig. 645), Heteroblastus. 5. Familie. Codasteridae: Codaster (Fig. 646), Phaenoschisma, Cryptoschisma, Orophocrinus (Fig. 647).

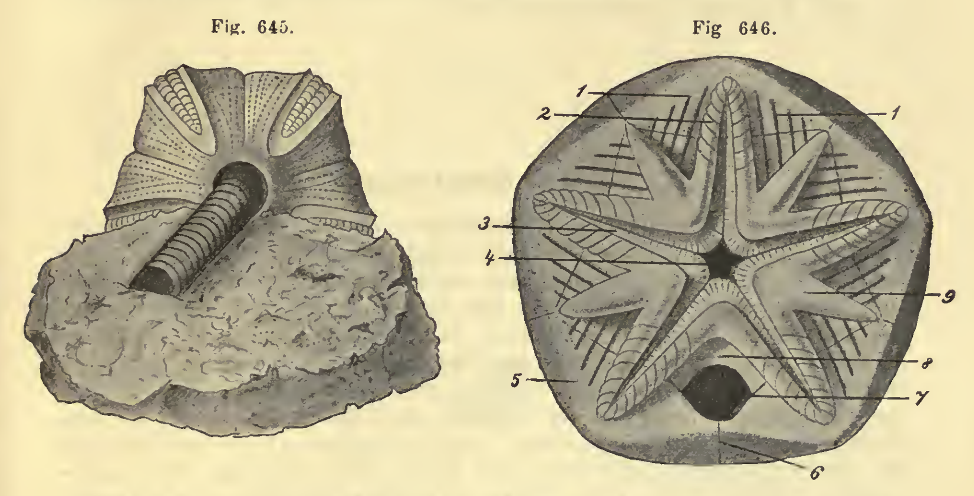


Fig. 645. **Granatocrinus Norwoodi**, nach ETHERIDGE und CARPENTER; von der Apicalseite, mit Stiel.

Fig. 646. **Codaster bilobatus** MC COY, von der Oralseite, nach ETHERIDGE und CARPENTER. 1 Hydrospirenschlitze, 2 Seitenplatten, 3 Ambulacralfurche, 4 Mund, 5 Radiale, 6 Naht zwischen zwei Radialia, 7 Anus, 8 Interradiale, 9 Leiste auf einem Interradiale.

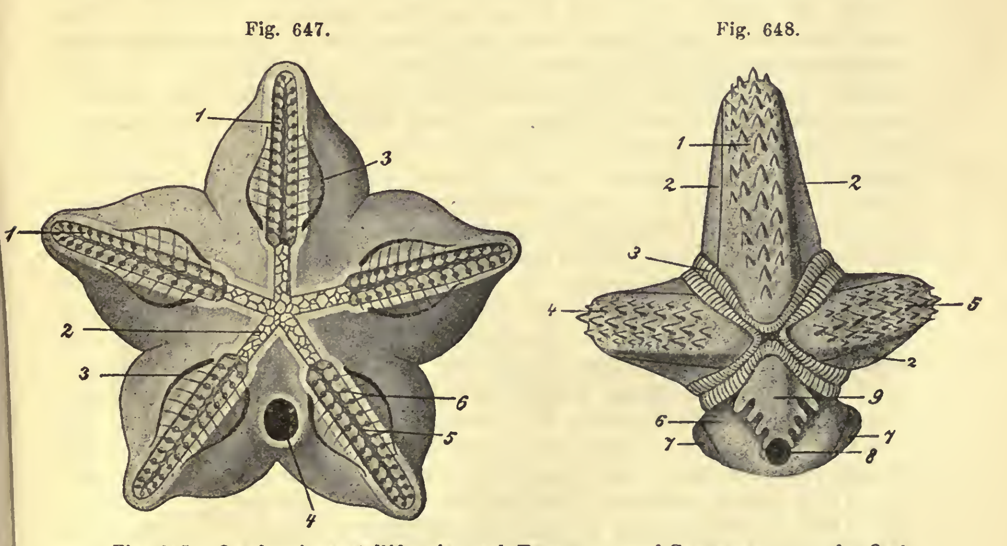


Fig. 647. **Orophocrinus stelliformis**, nach ETHERIDGE und CARPENTER; von der Oralseite. 1 Seitenstücke, 2 Deckstücke der Ambulacren, 3 Hydrospirenschlitze, 4 Anus, 5 Ambulacralfurche, 6 Ansätze der Pinnulae.

Fig. 648 **Astrocrinus Benniei**, nach ETHERIDGE und CARPENTER. 1, 4, 5 Interradialia oder Deltoidstücke, 2 Radialia, 6 das abweichende Radiale, 3 Ambulacrum, 9 das abweichende Ambulacrum, 7 Basale, 8 Ausschnitt.

II. Ordnung. Irregulares.

Ungestielte Blastoideen, bei welchen ein Ambulacrum und das zugehörige Radiale von den übrigen abweichend ausgebildet ist.

Einzige Familie. Astrocrinidae: Eleutherocrinus, Astrocrinus (Fig. 648), Pentephyllum.

I. Zur Orientirung.

Der Körper der meisten Echinodermen erscheint, oberflächlich betrachtet, streng strahlenförmig (radiär) gebaut. Wenn es sich nun aber bei genauerem Zusehen ergiebt, dass auch bei den scheinbar vollkommen strahligen Formen, wie z. B. bei den regulären Seeigeln und den Seesternen, in der äusseren und noch mehr in der inneren Organisation Abweichungen vom streng radiären Bau vorkommen, so pflegt man doch allgemein, im Interesse einer leichten und übersichtlichen Schilderung der Lage und Anordnung der Organe, Bezeichnungen zu gebrauchen, welche für radiäre Thiere passen. Zur vorläufigen Orientirung können wir uns vorstellen, der Körper sei kugel- oder eiförmig. Wir unterscheiden an ihm die beiden Pole. An dem einen Pole, dem oralen, adactinalen oder ventralen, liegt bei den meisten Echinodermen die Mundöffnung, während sich an dem anderen Pole, dem apicalen, abactinalen oder dorsalen, bei vielen Echinodermen die Afteröffnung befindet. Als Hauptaxe bezeichnet man die Linie, welche die beiden Pole, den oralen und den apicalen, verbindet. Um diese Hauptaxe sind viele wichtige Theile des Echinodermenkörpers strahlenförmig gruppirt. Die Grundzahl dieser Strahlen ist mit wenigen Ausnahmen 5. Dabei können wir, ähnlich wie bei den radiären Zoophyten, Radien erster, zweiter, dritter Ordnung etc. unterscheiden. Die Radien oder radialen Bezirke erster Ordnung, in denen die meisten und wichtigsten Theile liegen, werden als Perradien, Ambulacralradien oder schlechtweg als Radien bezeichnet. Die mit diesen 5 Perradien regelmässig alternirenden 5 Radien zweiter Ordnung heissen Interradien oder Interambulacralradien. Die (viel weniger wichtigen) 10 Radien dritter Ordnung, von denen ein jeder zwischen einem Perradius und einem Interradius liegt, kann man als Adradien bezeichnen. Zwischen den beiden Polen, senkrecht auf der Hauptaxe, haben wir den Aequator. Aeusserlich am Körper und am Skelet der mit grösseren Skeletplatten ausgestatteten Echinodermen unterscheiden wir, durch den Aequator getrennt, die orale, adactinale oder ventrale Zone, in deren Mitte, also am oralen Pole der Mund liegt, und eine apicale, abactinale oder dorsale Zone mit dem apicalen Pole in ihrer Mitte.

Diese Bezeichnungen dienen zur bequemen morphologischen Orientirung und nehmen keine Rücksicht auf die Lage des Körpers im Wasser, auf seine Stellung zur horizontal gedachten Unterlage. So ist die normale Lage der Seesterne oder Seeigel die, dass ihre orale Zone nach unten, ihre apicale nach oben gerichtet ist; während bei den Pelmatozoa gerade umgekehrt die

orale Zone nach oben schaut und der Körper vermittelst eines sich an den apicalen Pol ansetzenden Stieles an der Unterlage befestigt ist. Bei den Holothurien hinwiederum liegt der Körper mit seiner Hauptaxe der Unterlage parallel, und der orale Pol bezeichnet sein Vorder-, der apicale sein Hinterende.

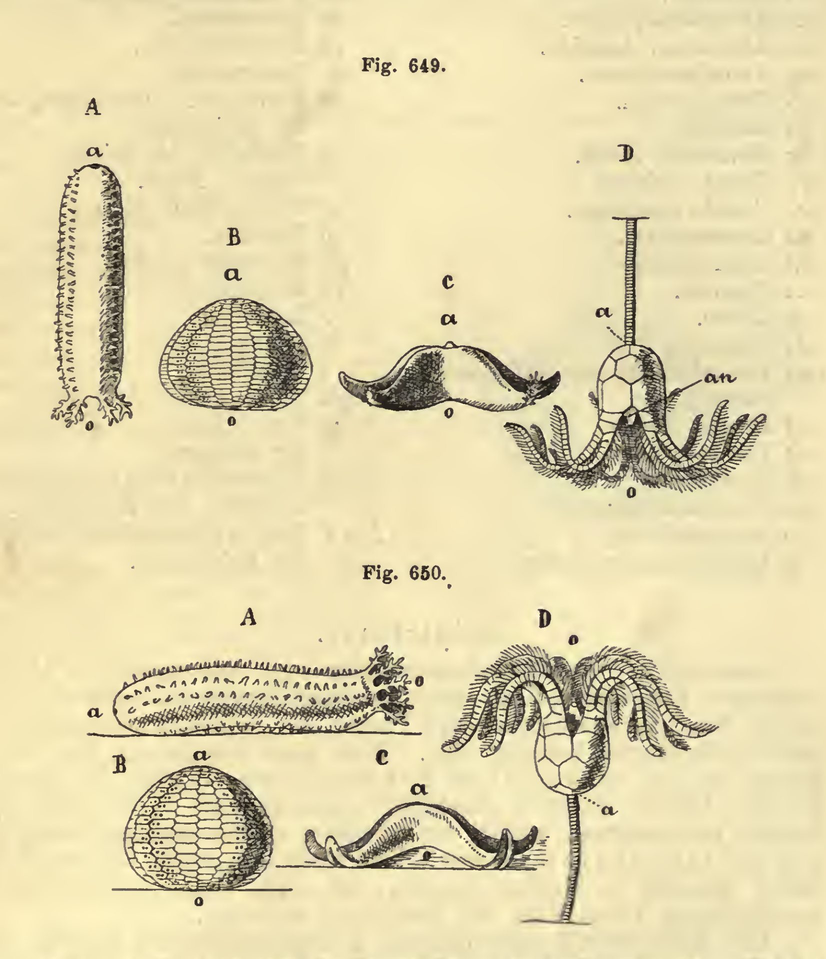


Fig. 649 und 650. Vertreter der Hauptabtheilungen der Echinodermen, in Fig. 649 morphologisch orientirt, in Fig. 650 in natürlicher Stellung zur Unterlage. *A* Holothurie, *B* Seeigelschale, *C* Seestern, *D* Crinoid, *a* Apicalpol, *o* Oralpol, *an* Anus.

Zur Orientirung über die Körpergestalt und äussere Organisation der verschiedenen Klassen und Ordnungen der Echinodermen verweisen wir auf die systematische Uebersicht, ganz besonders aber auf die zwei Abschnitte, welche vom Skeletsystem und vom Ambulacralsystem handeln.

II. Morphologie des Skeletsystems.

Bedeutung der wichtigsten Buchstabenbezeichnungen der Figuren.

a Apicalpol.
am Ambulacralplatten.
an Anus resp. Analfeld.
ap Ambulacralporen.
B Buccalplatten.
ba Bassalia.
br Brachialia, Arme.
c_1 Costale primum.
c_2 Costale secundum.
ca Cirrusansätze.
cd Centrodorsale.
ce Centrale.
ci Cirren.
co Columma, Stiel.
cpa Deckplättchen der Ambulacralfurchen.
D Dentes, Zähne.
dc Dorsocentrale.
di Distichalia.
ds Rückenschilder.
go Genitalöffnung.
ia Interambulacralplatten.
ian Interradialia analia.
ib Infrabasalia.
id Interdistichalia.
ir Interradialia.
m Madreporit, Oeffnungsporen des Steinkanals.
n Quirlglied des Stieles.
o Oralpol, Mund.
or Oralia, Mundplatten.
p Pinnulae.
pa Processus analis.
rs Radialschilder.
r Radialia.
ss Seitenschilder.
t Terminalia.
ta Tubus analis, Afterröhre.
vk Ventralkapsel, Kelchdecke der Camerata.
1—5 Interradien oder Interambulacralfelder der Echinoiden.
I—V Radien oder Ambulacralfelder der Echinoiden.

Einleitung.

Ausgedehnte vergleichend-anatomische und ontogenetische Untersuchungen haben es bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich gemacht, dass gewisse Stücke oder Platten des Echinodermenskeletes in allen Abtheilungen homolog sind. Man kann annehmen, dass diese Platten das ursprüngliche Echinodermenskelet zusammensetzten. Diesem letzteren gegenüber erscheinen die Skelete aller bekannten Echinodermen, sowohl der lebenden, als der ausgestorbenen, als abgeleitete Skelete, indem sowohl bestimmte Stücke des ursprünglichen Skeletes in Wegfall kommen, als auch neue Skeletstücke in mannigfaltiger Form, Zahl und Anordnung auftreten.

Das hypothetische ursprüngliche Echinodermenskelet besteht aus zwei Hauptgruppen oder Systemen von Platten: 1) dem oralen und 2) dem apicalen System.

Das orale System weist auf: 5 strahlenförmig um den oralen Pol angeordnete, interradial gelagerte Stücke, die Oralplatten. Dieses orale Plattensystem entwickelt sich um die linke Cölomblase herum, aus welcher die orale Abtheilung des Cöloms hervorgeht.

Im apicalen System kommen folgende Platten vor: 1) eine Centralplatte am apicalen Pol; 2) ein Kranz von 5 radial gestellten Platten, die Infrabasalia; 3) mit diesen alternirend 5 interradial gelagerte Stücke, die Basalia, und 4) um diese herum 5 radial gelagerte Stücke, die Radialia. Das apicale System entwickelt sich auf der rechten Cölomblase, aus welcher die apicale Abtheilung der Leibeshöhle hervorgeht.

Nirgends unter den bekannten Echinodermen ist das ganze ursprüngliche Plattensystem so vollkommen und so unverändert erhalten, wie bei der gestielten Larve von Antedon (Fig. 651), welche alle typischen Stücke des oralen und apicalen oder aboralen Plattensystems aufweist. Mit Hinblick auf viele fossile Crinoiden ist es interessant, zu constatiren, dass die Infrabasalia bei der Antedonlarve durch drei Stücke repräsentirt sind.

Alle Skeletstücke der Echinodermen bestehen aus kohlensaurem Kalk. Ihre mikroskopische Structur ist sehr charakteristisch, so dass man kleine Fragmente von Skeletstücken von Echinodermen als solche zu jeder Zeit erkennen und von Skeletfragmenten von Thieren anderer Abtheilungen unterscheiden kann. Das Gefüge ist nämlich ein schwammiges; die Dünnschliffe der Skeletplatten oder die mikroskopischen Kalkstücke erscheinen gitterartig durchbrochen. Die besondere Art des mikroskopischen Gefüges ist — namentlich für die Seeigelstacheln — von eminenter systematischer Bedeutung.

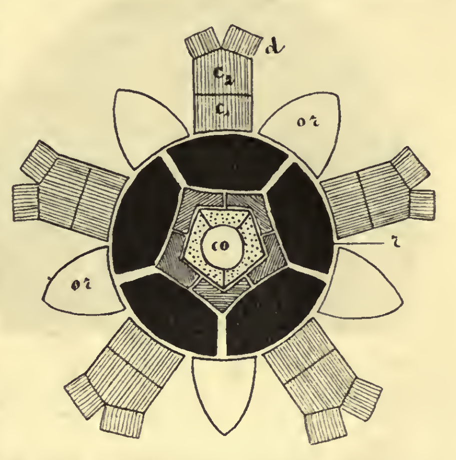


Fig. 651. Schema des Apicalsystems der Larve von Antedon. Nach verschiedenen Stadien combinirt. Erklärung der Bezeichnungen p. 904 und nachstehend.

A) Das Apicalsystem (Calyx).

(Bei mehreren Diagrammen des Apicalsystems verschiedener Echinodermen sind die Infrabasalia punktirt, die Basalia concentrisch schraffirt und die Radialia schwarz dargestellt. Die Costalia und übrigen Brachialia der Crinoiden erscheinen radiär schraffirt.)

I. Echinoidea.

Das Apicalsystem bildet einen verschieden grossen Theil der Seeigelschale. Es ist bei den älteren und ursprünglicheren Formen, den regelmässigen Seeigeln, im Vergleich zum übrigen Theil der Schale noch ziemlich umfangreich (Fig. 652), wird aber bei den modernen Formen, zumal den unregelmässigen Seeigeln (Clypeastriden und Spatangiden) im Vergleich zu der übrigen Schale immer kleiner, so dass es dann nur einen winzig kleinen Bezirk am apicalen Pole darstellt. In einer Weise, welche uns ermöglicht, das Apicalsystem der Seeigel direct auf die hypothetische Urform zurückzuführen, ist dasselbe entwickelt bei Vertretern der geologisch alten Familie der Saleniidae (Fig. 653). Zwar fehlen im Apicalsystem der Saleniden, wie überhaupt aller Echinoiden, die Infrabasalia vollständig; im Uebrigen aber sind alle typischen Stücke vorhanden: eine Centralplatte, um diese herum 5 Basalia und nach aussen von diesen, mit ihnen alternirend, 5 Radialia. An einer

Stelle, im rechten hinteren Interradius, besitzen 3 zusammenstossende Platten, nämlich die Centralplatte und 2 Basalplatten, je einen Defect. Die 3 Defecte bilden zusammen einen runden Bezirk, in welchem der After liegt, das Analfeld. Der After liegt also hier, und das gilt für die meisten Palaeechiniden und für die meisten regulären Euechiniden, im Apicalsystem und zwar asymmetrisch, nach der allgemein acceptirten Bezeichnungsweise im rechten hinteren Radius.

Fig. 652.

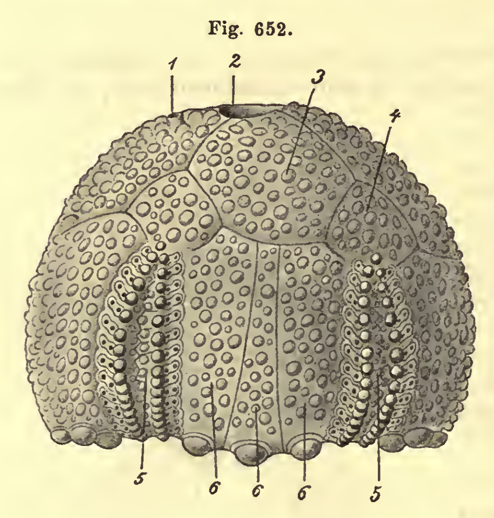


Fig. 653.

Fig. 652. **Tiarechinus princeps** Laube, nach Lovèn. 1 Genitalöffnung, 2 Anus, 3 Basale, 4 Radiale, 5 Ambulacrum, 6 die 3 oberen Platten eines Interambulacrums.

Fig. 653. **Salenia spec.** Apicalsystem, nach Lovèn. Erklärung der Bezeichnungen p. 904 und p. 905.

Ganz ähnlich beschaffen, wie das hier besprochene Apicalsystem erwachsener Saleniden, ist das Apicalsystem sehr junger Exemplare anderer darauf untersuchter Seeigel (Echinus, Toxopneustes) (Fig. 654 u. 655).

Fig. 654.

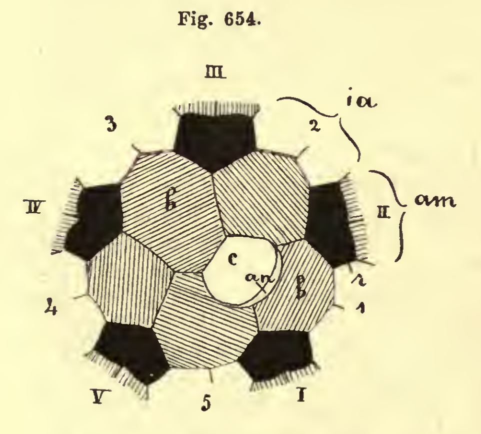


Fig. 655.

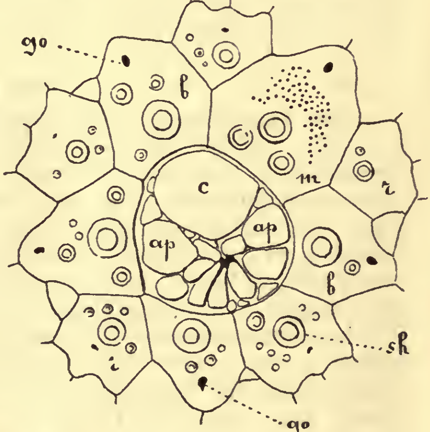


Fig. 654. **Echinus spec.** von 1,2 mm. Apicalsystem nach Lovèn. Erklärung der Bezeichnungen p. 904 und p. 905.

Fig. 655. **Toxopneustes droebachensis** O. F. M., 10 mm. Apicalsystem nach Lovèn. Erklärung der Bezeichnungen p. 904 und p. 905. *sh* Stachelhöcker, *ap* Analplättchen.

Abgesehen von diesen Fällen, die wegen des Vorhandenseins einer Centralplatte ursprünglichere Zustände repräsentiren, zeigt das Apicalsystem der meisten regulären Seeigel folgende typische Zusammensetzung. Im Centrum des Systems liegt das Analfeld, mit wenigen grösseren oder zahlreichen kleineren Kalkplättchen. Eine Centralplatte ist nicht unterscheidbar. Im Analfeld meistens excentrisch, seltener central gelegen, findet sich die Afteröffnung. Um das Analfeld herum sehen wir die bei allen Echinoiden vorhandenen Plattenringe, nämlich den proximalen Ring von 5 Basalstücken und den distalen Ring von 5 Radialstücken (Fig. 656). Doch können sich einzelne oder mehrere oder alle Radialia zwischen die Basalia apicalwärts einkeilen und schliesslich an der Begrenzung des Analfeldes theilnehmen.

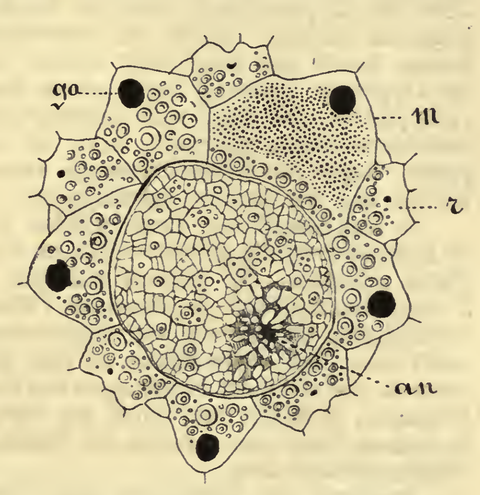


Fig. 656. Toxopneustes droebachensis O. F. M. Apicalsystem des erwachsenen Thieres nach Lovèn. Erklärung der Bezeichnungen p. 904 und p. 905.

Die Entwickelungsgeschichte von Toxopneustes lehrt, dass im zukünftigen Analfeld beim sehr jungen Seeigel zuerst eine grosse Centralplatte vorhanden ist (Fig. 654). Neben dieser Centralplatte, die aber nicht weiter wächst, sondern sich reducirt, treten accessorische Plättchen auf. Zwischen diesen an Zahl immer mehr zunehmenden accessorischen Stücken bildet sich dann, etwas excentrisch, die Afteröffnung (Fig. 655), und nach einiger Zeit ist die Centralplatte nicht mehr von den accessorischen Stücken unterscheidbar.

Die Basalia und die Radialia erlangen bei den Echinoiden im Allgemeinen, das heisst in der grossen Mehrzahl der Fälle, folgende besondere Bedeutung.

1) Jedes Basale ist von einem grossen Porus oder Loch durchbohrt, durch welches je eine der 5 Genitaldrüsen nach aussen mündet. Man hat deshalb schon seit langem und fast allgemein die Basalia der Echinoiden als Genitalplatten bezeichnet.

2) Auch jedes Radiale ist von einem engeren Kanale durchbohrt, welcher mit einer einfachen (seltener doppelten) Oeffnung an seiner Oberfläche mündet. In diesem Kanal liegt der terminale Fühler des Wassergefässsystems, dessen oft pigmentirtes Ende sich etwas über die Oeffnung hervorwölbt. Indem man diese Pigmentansammlungen früher für Augen hielt, bezeichnete man die sie tragenden Stücke (die Radialia) als Ocellarplatten.

3) Die meist sehr zahlreichen feinen Mündungskanäle des Steinkanales des Wassergefässsystems durchsetzen eines der 5 Basalia (Genitalplatten), wodurch dasselbe zur Madreporenplatte (*m*) wird. Diese Platte ist die rechte vordere.

Im Speciellen muss aber bemerkt werden: 1) Die Genitalöffnungen sind nicht nothwendig an die Basalia (Genitalplatten) ge-

bunden. Letztere dürfen nicht als terminale Anhangsstücke der Geschlechtsleiter, sondern müssen als selbständige Stücke des Schalenskeletes betrachtet werden. Denn a) die Basalia legen sich massiv an und werden erst nach erfolgter vollständiger Ausbildung der Geschlechtsdrüsen von den Genitalporen durchbohrt; b) die Genitalöffnungen liegen bei einigen Echinoiden ausserhalb der Basalia (Genitalplatten). Beispiele: Unter den Clypeastriden liegen die Genitalporen bei Arten der Gattungen Laganum, Encope, Mellita etc. ausserhalb des Apicalsystems, zwischen seinem Rande und den beiden ersten, angrenzenden Interradialplatten; bei Clypeaster rosaceus liegen sie in den 5 Nähten zwischen den Interradialplatten und sind vom Apicalsystem durch 2 oder 3 Paar Interambulacralplatten getrennt. Auch bei einem echten Echiniden, Goniopygus, liegen die Genitalöffnungen interradial ausserhalb der Genitalplatten und des ganzen Apicalsystems.

2) Das Kanalfilter, durch welches Wasser in den Steinkanal strömt, ist nicht nothwendig ausschliesslich an die rechte vordere Basal-(Genital-) Platte gebunden. Es können vielmehr auch die benachbarten, ja alle 5 Genitalplatten und in einzelnen Fällen noch die benachbarten Interradialplatten der Corona von zuleitenden Poren des Steinkanals durchbohrt sein. Bei Palaeechinus ist jede Basalplatte von drei Poren durchbrochen, die vielleicht Mündungen des Steinkanals, vielleicht Geschlechtsöffnungen, vielleicht zum Theil das eine, zum Theil das andere waren. In keinem Falle aber greifen die Madreporenöffnungen auf die Radialia (Ocellarplatten) über.

Innerhalb der Echinoiden kann sich der ursprüngliche Charakter und vornehmlich der strahlige Bau des Apicalsystems mehr oder weniger stark modificiren. Die primäre Ursache dieser Modificationen ist vornehmlich in der Verlagerung des Afters mit dem Analfeld aus dem Apicalsystem heraus in den hinteren Interradius zu suchen, in welchem der After an irgend eine Stelle zwischen dem (aboralen oder dorsalen) Apicalsystem und dem (oralen oder ventralen) Mundfelde zu liegen kommen kann. Bei seiner Verschiebung nach hinten und unten nimmt also der After das Apicalsystem nicht mit sich, dieses letztere verbleibt vielmehr auf der Rückenseite des Seeigels, freilich sehr häufig etwas excentrisch nach vorn, seltener nach hinten verschoben. Der ganze Körper wird dann bilateral-symmetrisch, von oben betrachtet oval, herzförmig u. s. w. Die den Mund mit dem After verbindende Linie, welche ursprünglich bei den regulären (endocyclischen) Seeigeln ganz oder doch annähernd mit der senkrechten Hauptaxe zusammenfiel, wird dann um so geneigter, nähert sich um so mehr der Horizontale, je weiter die Analöffnung sich im hinteren Interradius vom Apicalsystem entfernt und auf die Unterseite (in die orale oder actinale Region hinein) rückt. Diejenigen Seeigel, bei welchen die Afteröffnung aus dem Apicalsystem herausgerückt ist, werden als exocyclische oder irreguläre Echinoiden bezeichnet.

Unter den Palaeechinoideen ist allein das Genus Echinocystites (Cystocidaris) exocyclisch. Es scheint, dass bei dieser Form das ganze Apicalsystem nur aus einer Madreporenplatte bestand.

Unter den Euechinoideen sind die drei Ordnungen der Holectypoida, Clypeastroida und Spatangoida exocyclisch.

a) Holectypoida (Fig. 657). Die Folge des Austrittes des Afters aus dem Apicalsystem ist die, dass die hintere Basalplatte (wohl im Zu-

sammenhang mit dem Schwunde der betreffenden Genitaldrüse, für welche beim Vorbeiwandern des Enddarmes kein Platz mehr war), ihre Genitalöffnung verloren hat, ja selbst (bei Conoclypeus und Galeropygus) ganz ausgefallen ist. Bei einigen jüngeren Arten der Gattung Holectypus tritt der Genitalporus der hinteren Basalplatte secundär wieder auf. Der durch den Austritt des Analfeldes aus dem Apicalsystem frei gewordene Raum wird ausgefüllt durch die sich stark vergrössernde Madreporenplatte (die rechte vordere Basalplatte), oder es rücken alle 5 Basalplatten am apicalen Pole zusammen, und vertheilen sich dann die Poren des Steinkanals auf mehrere oder alle Basalplatten. Die Platten des Apicalsystems können in grösserer oder geringerer Ausdehnung verschmelzen.

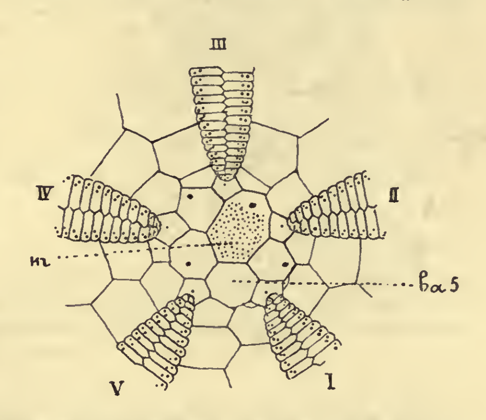


Fig. 657. Holectypus depressus Cotteau. **Apicalsystem und angrenzender Theil des Perisoma, nach** Lovén. **Erklärung der Bezeichnungen p. 904 und p. 928 u. ff.**

b) Clypeastroida (Fig. 658 u. 659). Hier ist das ganze Apicalsystem dem Umfange nach ausserordentlich reducirt, winzig klein. Alle 5 Basalia sind miteinander und bisweilen auch mit den Radialia verschmolzen. Es erhalten sich mindestens 4 Genitalporen. Wenn der fünfte fehlt, ist es immer der hintere. Die Porenkanäle des Steinkanales öffnen sich in sehr verschiedener Weise im Bezirk der verschmolzenen Basalia. Wir finden hier bald zahlreiche, zerstreute Poren, oder solche, die in unregelmässige Gruben oder Furchen sich öffnen, oder einen einzigen grossen Porus. Bei der Familie der Clypeastriden sind die Genitalporen aus dem Apicalsystem herausgetreten, sie liegen dann entweder an seinem Rande oder weiter entfernt in den Nähten zwischen je zwei Interradialplattenreihen.

c) Spatangoida. Das Apicalsystem dieser exocyclischen Echinoiden ist dem Umfange nach stark reducirt, jedoch nicht so stark wie bei den Clypeastroida. Es zeigt im Einzelnen sehr verschiedene Verhältnisse, und es

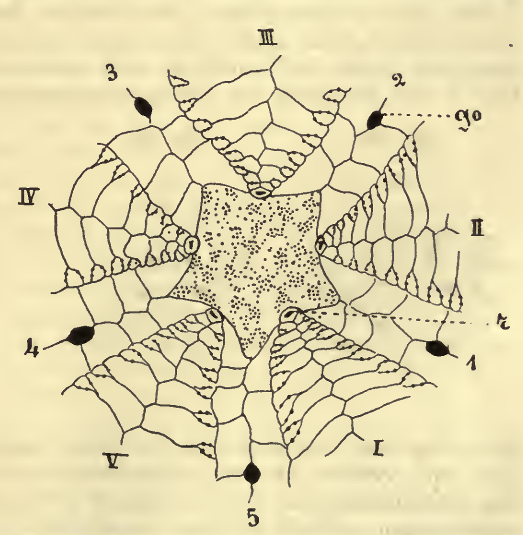


Fig. 658. Clypeaster rosaceus L. Apicalsystem und angrenzender Theil des Perisoma, nach Lovén. **Erklärung der Bezeichnungen p. 904 und p. 928 u. ff.**

kommt bei einigen extremen Formen (wie z. B. Pourtalesia) zu einer sehr weitgehenden Verwischung und Zerstörung der ursprünglichen Verhältnisse.

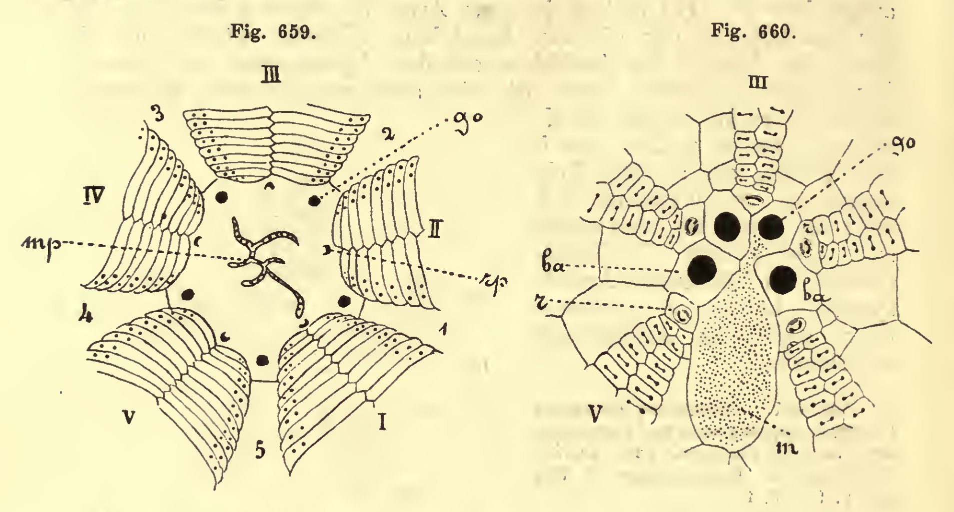


Fig. 659. Laganum depressum Less. **Apicalsystem und angrenzender Theil des Perisoma nach** Lovèn. *rp* **Ocellarporen in den verschmolzenen Radialia,** *mp* **Poren des Madreporiten in einer verästelten Furche. Erklärung der übrigen Bezeichnungen p. 904 und p. 928 u. ff.**

Fig. 660. Apicalsystem und angrenzender Theil des Perisoma von Meoma ventricosa Lamk. **nach** Lovèn. **Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 928 u. ff.**

1) Bei vielen geologisch älteren Formen zeigt sich der Einfluss des Austretens des Afters aus dem Apicalsystem in dem Schwunde der hinteren Basalplatte nebst dem zugehörigen Genitalporus und in dem Fehlen einer Centralplatte. Die übrigen Basalia und die Radialia (von diesen besitzt jedes seinen Porus) sind zusammengerückt und occupiren zusammen einen bald rundlich oder annähernd regelmässig fünfeckigen, bald in der Richtung der Symmetrieebene verlängerten Hof. Im letzteren

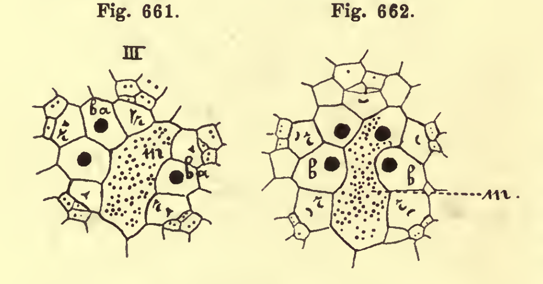


Fig. 661. Apicalsystem von Abatus cavernosus Phil., **nach** Lovèn. **Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.**

Fig. 662. Apicalsystem von Spatangus purpureus von 23/22 mm Grösse, nach Lovèn. **Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.**

Falle (Fig. 664) berühren sich die beiden mittleren Radialia in der Mittellinie und trennen die beiden vorderen von den beiden hinteren Basalia. Das Mündungssystem des Steinkanals findet sich in der bisweilen etwas vergrösserten rechten vorderen Basalplatte.

2) Bei den meisten jüngeren fossilen Formen und der grossen Mehrzahl der Spatangoiden der Gegenwart finden wir Verhältnisse die (auch

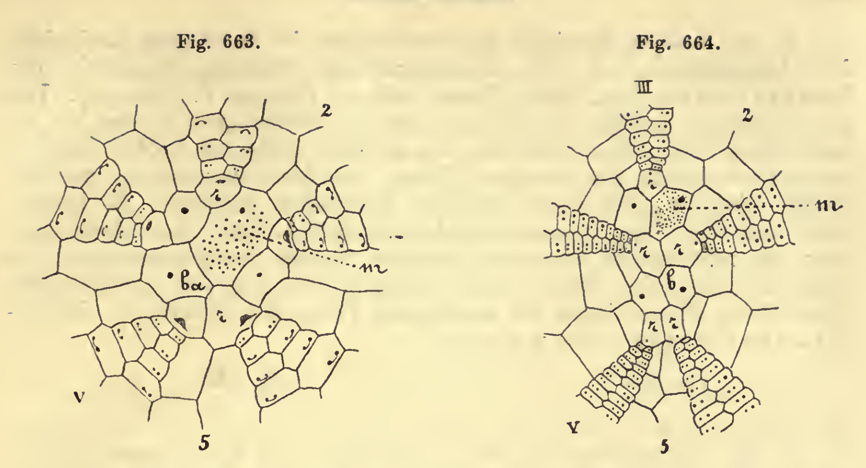


Fig. 663. Apicalsystem und angrenzender Theil des Perisoma von Micraster cor anguinum nach Lovèn. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.

Fig. 664. Apicalsystem und angrenzendes Perisoma von Holaster suborbicularis Defr. nach Lovèn. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.

mit Berücksichtigung der Ontogenie) folgendermaassen gedeutet worden sind. Die hintere Basalplatte tritt wieder auf, bekommt aber niemals mehr einen Genitalporus. Auch die Centralplatte tritt wieder auf. Das Mündungssystem des Steinkanals breitet sich von der rechten vorderen Basalplatte gegen die Mitte auf die Centralplatte und von dieser auf die hintere Radialplatte aus, wobei diese drei Platten miteinander verschmelzen, die Nähte zwischen ihnen sich verwischen und so eine grosse centrale Madreporenplatte zu Stande kommt, welche bei sehr vielen Formen die Tendenz zeigt, sich gegen den hinteren Interradius zu zu vergrössern und auszudehnen, und dabei die beiden hinteren Radialia mehr oder weniger weit auseinanderzudrängen (Fig. 660—662). Die Genitalöffnung am rechten vorderen Basale kann verschwinden, dann existiren nur noch 3 Genitalporen. In einzelnen Fällen kann auch die linke vordere Basalplatte ihres Genitalporus verlustig gehen.

3) Eine innerhalb der Echinoiden ganz alleinstehende Auflösung des Apicalsystems kommt bei vielen Collyritidae (Fig. 665) vor. Stellen wir uns vor, dass das sub 1 geschilderte verlängerte Apicalsystem (Fig. 664) sich — in der Richtung der Symmetrieebene — noch viel mehr in die Länge zieht und dass es dabei in zwei Gruppen, eine vordere und eine hintere, auseinanderweicht, so haben wir dieses Verhalten. Die vordere Gruppe enthält die 4 Basalia, von denen das rechte vordere zugleich Madreporenplatte ist, ferner das vordere unpaare Radiale und das rechte und linke vordere Radiale. Die hintere Gruppe besteht aus den beiden hinteren Radialtafeln; ein hinteres unpaares (das 5.) Basale fehlt. Die vordere Gruppe ist von der hinteren durch eine Gruppe von Platten getrennt, welche den rechten und linken hinteren Interradien der Corona (vergl. weiter unten) angehören. Ein solches Verhalten kommt sonst bei keinem Seeigel vor. Wie bei allen Seeigeln bleiben aber die Radialia an das apicale Ende der 5 Doppelreihen von Ambulacralplatten gebunden, so dass sich diese in auffälliger Weise sondern in drei vordere Ambulacra (Trivium), nämlich das vordere unpaare und das vordere rechte und und linke, und in die zwei hinteren Ambulacra (Bivium).

4) Am meisten verwischt und verkümmert ist unter allen Echinoiden das Apicalsystem bei der eigenthümlichen Spatangoidenfamilie der Pourtalesien (Fig. 666). Nemen wir als Beispiel P. Jeffreysii. Das ganze System, welches einen unregelmässig fünfeckigen Umriss hat, ist nach vorn verschoben und von dem apicalen Ende der beiden hinteren Ambulacren durch die obersten Platten des hinteren unpaaren und des rechten hinteren und linken hinteren Interradius getrennt. Es besteht wohl aus 4 je von einem Genitalporus durchbohrten Basalplatten, die aber alle miteinander zu einem einzigen Stücke verschmolzen sind, an welchem man keine Nähte erkennen kann. Im centralen und vorderen Theil dieser Platte liegen die zerstreuten Poren des Steinkanals. Radialia sind nicht nachweisbar.

Fig. 665. Fig. 666.

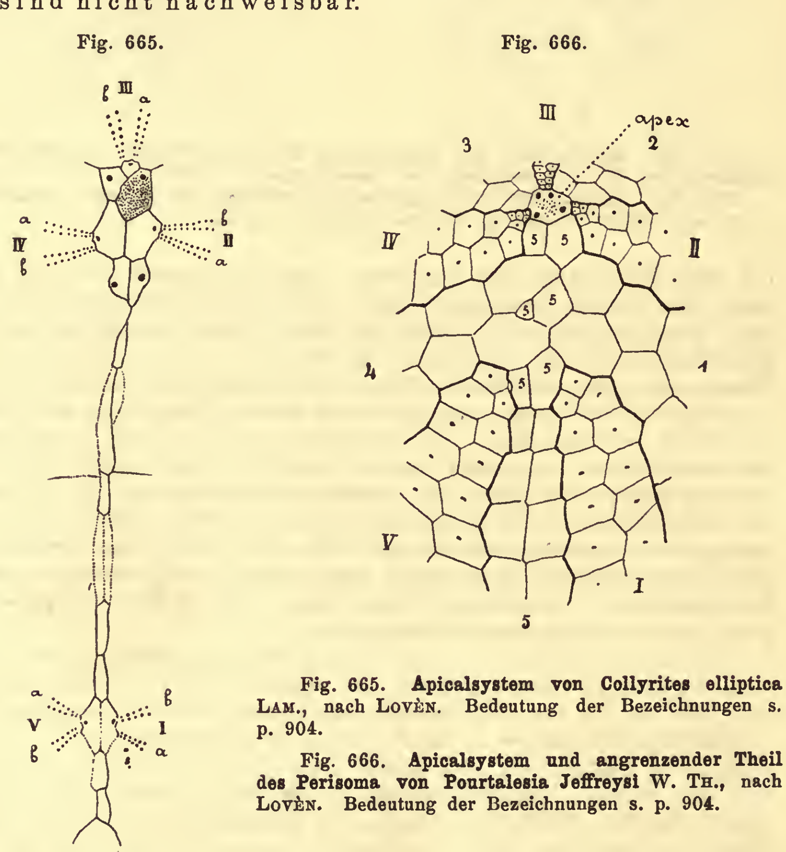


Fig. 665. Apicalsystem von Collyrites elliptica Lam., nach Lovèn. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.

Fig. 666. Apicalsystem und angrenzender Theil des Perisoma von Pourtalesia Jeffreysi W. Th., nach Lovèn. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.

Wenn aus guten paläontologischen Gründen die Ansicht allgemein angenommen ist, dass alle uns bekannten exocyclischen (irregulären) Seeigel von endocyclischen (regulären) abstammen, so ist doch die Vermuthung geäussert worden, dass diese letzteren selbst wieder exocyclische (uns freilich unbekannte) Vorfahren gehabt haben, dass also bei den modernen Spatangiden und Clypeastriden z. B. durch die Lage des Afters im hinteren, unpaaren Interradius ein ursprünglicher Zustand secundär wieder hergestellt sei. Es hätte also der After zuerst eine Wanderung vom hinteren unpaaren Interradius her bis in das Centrum des Apicalfeldes

hinein ausgeführt und nachher bei den uns bekannten exocyclischen Formen wieder auf demselben Wege eine Rückwärtsverschiebung erlitten. Diese Suggestion, welche besonders mit Hinblick auf die uralten Pelmatozoen von Bedeutung ist, erhält eine freilich noch ungenügende Stütze durch die Thatsache, dass in der geologisch sehr alten Familie der Saleniden unter den regulären Euechinoiden der After bei den ältesten Formen am hinteren Rande des Apicalsystems liegt, sich dann aber während der geologischen Entwickelung immer mehr dem Centrum dieses Systems nähert, in dessen Nähe er asymmetrisch (hinten rechts) bei den modernen Formen angetroffen wird.

II. Asteroidea.

Die typischen Platten des Apicalsystems sind bei den meisten Seesternen im erwachsenen Zustand nicht vorhanden, oder sie lassen sich wenigstens zwischen den zahlreichen, der Rückenseite der Scheibe eingelagerten, Kalkstücken nicht unterscheiden. Doch giebt es hiervon Ausnahmen. So lassen sich z. B. bei Arten der Gattungen Pentagonaster, Tosia, Astrogonium, Stellaster, Nectria, Ferdina, Pentaceros, Gymnasteria, Scytaster, Ophidiaster, Zoroaster die Centralplatte, die 5 Basalia und die 5 Radialia noch im erwachsenen Zustande mehr oder weniger deutlich erkennen. Bisweilen (bei Arten von Pentagonaster, Gymnasteria, Pentaceros und vielen Goniasteriden) finden sich sogar Stücke, welche der Lage nach Infrabasalplatten entsprechen. Besonders schön ausgebildet ist das gesammte Apicalsystem bei jungen Exemplaren des Tiefseesternes Zoroaster fulgens (Fig. 667). Die Mündung des Steinkanales liegt im vorderen rechten Interradius, ausserhalb des Basale; der After im rechten hinteren Interradius, innerhalb des Basale. Bei allen Seesternen liegen Madreporenplatte und After in diesen Interradien der Apicalregion (vergl. die Echinoida).

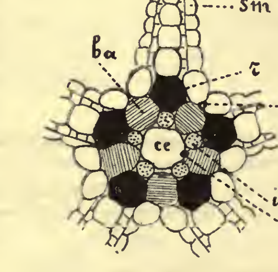


Fig. 667. Apicales Plattensystem eines jungen Exemplares von Zoroaster fulgens, nach SLADEN. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.

Auch embryologisch liess sich das Vorhandensein des typischen Apicalsystems bei Seesternen nachweisen und zwar bei Formen, bei denen es im erwachsenen Zustande nicht vorhanden oder unkenntlich ist. Es gehören in der That 5 Basalia, eine Centralplatte und 5 Radialia zu den ersten Skeletstücken, die sich im jungen Seestern anlegen, und zwar in der Reihenfolge, in der sie hier citirt sind; immerhin nach den später zu besprechenden Terminalia, welche zu allererst auftreten. Kleine, innerhalb des Ringes der Basalia radial auftretende Stücke sind als Infrabasalia gedeutet worden. Diese Deutung ist deshalb nicht sicher, weil zu ihnen noch neue, ebenfalls radial gelagerte hinzutreten können, so dass wir es hier möglicherweise auch mit accessorischen Stücken zu thun haben.

III. Ophiuridea.

Bei den Schlangensternen treten die Platten des Apicalsystems ontogenetisch ungefähr in derselben Reihenfolge auf, wie bei den Asteroiden. Zuerst bilden sich die 5 Radialia mit dem Centrale, etwas später zwischen dem Kranz der Radialplatten und dem Centrale die 5 Basalia und die 5 Infrabasalia. Zahlreiche Ophiuriden repräsentiren im erwachsenen Zustand mit Bezug auf das Apicalsystem embryonale Verhältnisse, indem bei fehlenden Basalia und Infrabasalia die Centralplatte von dem Kranz der 5 Radialia umgeben ist (Arten der Gattungen Ophioglypha, Ophiomastus, Ophiomusium, Ophiopyrgus, Ophiura, Hemipholis, Ophioceramis, Ophiopholis, Ophiotrochus). Bei manchen

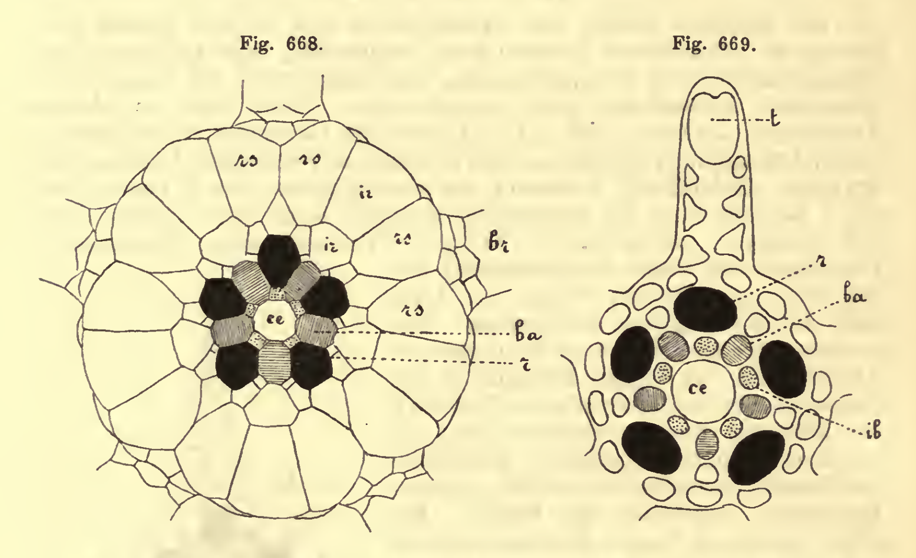


Fig. 668. **Platten der Apicalseite der Scheibe von Ophiomusium validum** nach P. H. Carpenter. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904 und 905.

Fig. 669. **Apicales Plattensystem einer jungen Amphiura squamata** nach P. H. Carpenter. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904 und 905.

Ophiuriden aber finden sich ausser den Radialia auch noch die 5 Basalia, die sehr verschieden gross sein können. (Arten der Gattungen Ophioglypha, Ophiomastus, Ophiomusium, Ophiura, Ophiopholis, Ophiozona, Ophioactis, Ophiolepis.) Bei Ophiomitra exigua finden sich nur die Centralplatte und um sie herum die 5 Basalia. Bei einigen Ophiuriden kommt ein ganz completes Apicalsystem vor, indem sich zu den Basalia, Radialia und dem Centrale noch Infrabasalia hinzugesellen. (Einzelne Arten von Ophioceramis, Ophioglypha, Ophiozona, Ophiomusium (Fig. 668), Ophiolepis). Bei sehr vielen Schlangensternen entwickeln sich sehr zahlreiche Kalkstücke an der apicalen Oberfläche der Scheibe, und es lassen sich dann die typischen Platten des Apicalsystems unter ihnen nicht mehr erkennen. Die erwachsenen Ophiuriden sind afterlos. Das Mündungssystem des Steinkanals findet sich nicht an einer Platte des Apicalsystems, sondern auf der Oralseite an einem der Mundschilder.

IV. Pelmatozoa.

Bei keiner anderen Echinodermenklasse bilden die Platten des Apicalsystems einen so grossen Theil des Skeletes der Leibeswand (abgesehen von den Armen) wie bei vielen Pelmatozoen. Der Körper dieser Echinodermen besteht aus einem centralen Kelch (calyx), welcher die Eingeweide beherbergt und gewöhnlich an seinem Rande radial angeordnete, gegliederte Anhänge, die Arme und Pinnulae trägt. Die Pelmatozoen sind zeitlebens (seltener nur vorübergehend auf einem Entwickelungstadium: Comatulidae) mit ihrem Apicalpole an der Unterlage festgeheftet, gewöhnlich mit, seltener ohne Vermittelung eines Stieles. Die orale Seite des Kelches (und auch der Arme) ist also nach oben gerichtet, während die nach unten gekehrte apicale Seite des Kelches (die Apicalkapsel) wie ein Becken die Eingeweidemasse in sich aufnimmt oder sie wie ein Teller trägt. Der Plattenpanzer dieses Beckens oder Tellers besteht nun ausschliesslich oder zum grössten Theil aus den Platten des Apicalsystems: der Centralplatte, den Basalia und den Radialia, zu denen noch Infrabasalia hinzutreten können. Die Afteröffnung liegt immer interradial auf der oralen Seite des Körpers und tritt nie in Beziehungen zum Apicalsystem.

Erste Unterklasse. Crinoidea.

Es giebt ziemlich viele Crinoiden, bei welchen das Apicalsystem, abgesehen von der Centralplatte, die bei keiner Form im erwachsenen Zustande beobachtet wird, vollständig entwickelt ist. Constant sind die 5 Radialia und die Basalia (wenn letztere auch verborgen liegen können). Inconstant sind die Infrabasalia. Wo letztere vorhanden sind, spricht man von Crinoiden mit dicyclischer Basis, wo sie fehlen, ist die Basis monocyclisch.

Eine Centralplatte ist bei der Larve von Antedon beobachtet worden. Sie verschmilzt später mit dem obersten Gliede des den Kelch tragenden Larvenstieles und den Infrabasalia zu dem Centrodorsale.

Fig. 670. Fig. 671.

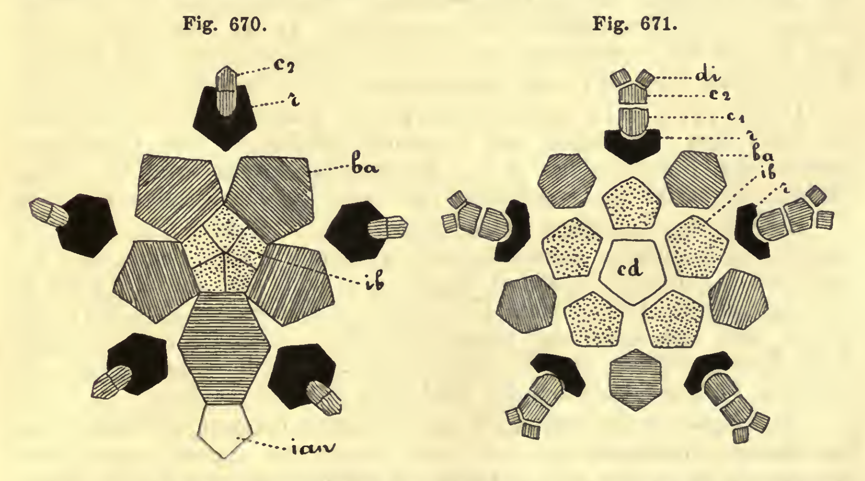


Fig. 670. Apicales Plattensystem von Cyathocrinus. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904 und 905. *ian* Interradiale anale.

Fig. 671. Marsupites ornatus. Platten der Apicalkapsel. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904 und 905.

Der Antheil, den die Platten des Apicalsystems am Aufbau der Apicalkapsel nehmen, ist ein sehr verschiedener. Bei der gestielten Larve von Antedon bilden sie das Skelet der Apicalseite des Kelches ausschliesslich. Aehnlich verhalten sich auch noch manche erwachsene Crinoiden, die darin einen ursprünglichen, oder doch einen embryonalen Charakter zu erkennen geben (manche Inadunata larviformia und manche Inadunata Fistulata, Encrinus, Marsupites, Holopus, Hyocrinus, Bathycrinus, ferner einige Canaliculata: Rhizocrinus, Pentacrinus).

Bei der Mehrzahl der Crinoiden hingegen bilden die Platten des typischen apicalen Systems, d. h. die Infrabasalia (wo sie vorkommen), Basalia und Radialia nicht das ganze Skelet der Apicalkasel, sondern nur einen verschieden grossen (oft sogar sehr kleinen) Theil derselben, indem sich, wie wir bei der Besprechung des perisomatischen Skeletes des Näheren sehen werden, weitere Platten an dem Aufbau der Apicalkapsel betheiligen. Durch das Auftreten von besonderen „Analplatten" im hinteren unpaaren Interradius, die in den übrigen Interradien fehlen, wird der radiäre Rand der Apicalkapsel, besonders häufig bei paläozoischen Crinoiden, mehr oder weniger auffallend gestört (Fig. 672).

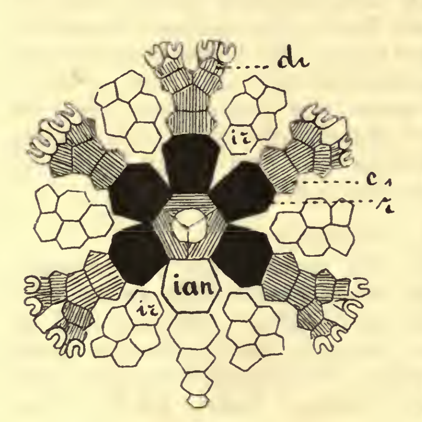


Fig. 672. Actinocrinus proboscidalis. Apicalkapsel. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.

Crinoiden mit dicyclischer Basis (mit Infrabasalia, Fig. 670, 671) sind: a) die meisten Inadunata, b) unter den Camerata die Familien der Reteocrinoidae p. p., Rhodocrinidae, Glyptasteridae und Crotalocrinidae, c) die Articulata (Ichthyocrinidae), d) die Canaliculata (hier sind freilich die Infrabasalia gewöhnlich nicht gesondert, sondern mit dem obersten Stielglied zum sogenannten Centrodorsale verschmolzen.

Crinoiden mit monocyclischer Basis (ohne Infrabasalia, Fig. 672) sind, abgesehen von einzelnen Inadunaten, die Cameratenfamilien der Reteocrinidae p. p., Melocrinidae, Actinocrinidae, Platycrinidae, Hexacrinidae, Acrocrinidae, Barrandeocrinidae, Eucalyptocrinidae.

Sehr häufig, besonders bei ausgestorbenen Crinoiden aus den Ordnungen der Inadunata, Camerata und Articulata, finden sich anstatt der typischen 5 Infrabasalia und 5 Basalia nur 4, 3 oder gar 2 Stücke in dem betreffenden Plattenring. Sie sind dann fast immer ungleich gross, und es lässt sich unschwer plausibel machen, dass die reducirte Zahl durch Verschmelzung benachbarter Platten zu Stande kommt. Der rein strahlige Bau der Dorsalkapsel wird auch dadurch gestört.

Es können noch weitergehende Verschmelzungen (innerhalb der Canaliculata) vorkommen.

Die relativen Grössenverhältnisse der Platten des Infrabasal-, Basal- und Radialringes sind sehr wechselnd, überdies ohne grösseres vergleichend-anatomisches Interesse.

Zweite Unterklasse. Blastoidea.

Die Blastoideen sind paläozoische Pelmatozoen, deren gestielter, der Arme entbehrender Körper sehr häufig wie eine Knospe (Fig. 644) aussieht. Von der Seite betrachtet, hat der Körper einen oralen, bald an der apicalen, bald an der oralen Seite abgestutzten Umriss. Von dem oralen oder aboralen Pole aus betrachtet, ist der Umriss bei den allermeisten Formen (den Regulares) regelmässig fünfeckig mit abgerundeten, bisweilen nach Art eines kurzarmigen Seesternes vorspringenden Ecken (Fig. 646, 647). Bei den unregelmässigen Blastoiden hingegen (Eleutherocrinus, Astrocrinus, Fig. 648) ist der strahlige Bau durch die abweichende Ausbildung eines Ambulacrums gestört. Der Umriss des vom apicalen oder oralen Pole aus betrachteten ovoiden Körpers von Eleutherocrinus (Fig. 674) ist unregelmässig fünfeckig, mit 3 kürzeren und 2 längeren Seiten, welch' letztere dem linken hinteren und dem unpaaren hinteren Interradius angehören. Bei Asterocrinus ist der Körper in der Richtung der Hauptaxe abgeplattet, vom oralen oder aboralen Pole aus betrachtet, fast symmetrisch vierlappig, mit ungleich grossen Lappen. Der grösste Lappen liegt dem abweichend gestalteten Ambulacrum, welches auf dem kleinsten, abgestutzten Lappen liegt, diametral gegenüber. Die beiden anderen mittelgrossen Lappen sind annähernd gleich gestaltet (Fig. 648).

Der ganze Körper der Blastoideen ist gepanzert. Der Panzer besteht, wenn wir von den Ambulacren absehen, aus 3 Ringen von Platten (Fig. 673), von denen 2 zum typischen Apicalsystem der Echinodermen gehören, während der dritte aus perisomatischen Stücken besteht, die sehr wahrscheinlich den primären Interradialia der Crinoiden entsprechen.

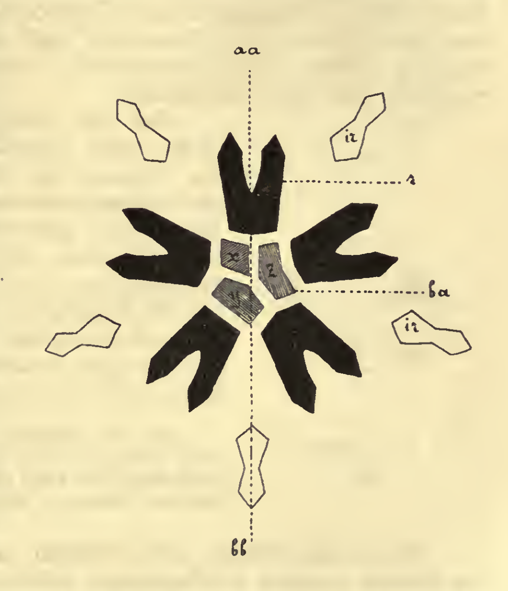


Fig. 673. Apicales Plattensystem von Pentremites. *aa—bb* Axe, welche durch Mund und After geht, *x* das kleinere, *y* und *z* die beiden grösseren Basalia, *ir* Interradialia, *r* Radialia.

Der erste Ring am Apex stellt den Ring der (interradialen) Basalplatten dar. Es finden sich deren immer 3, eine kleinere und 2 grössere, unter sich gleich grosse, wie das auch bei Crinoiden vorkommt. So ist die monocyclische Basis der Blastoideen symmetrisch. Aber ihre Symmetrielinie (die sogenannte Dorsalaxe), welche zwischen den beiden grösseren Basalplatten und durch die kleinere unpaare hindurchgeht, fällt nicht zusammen mit der Symmetrieaxe (Ventralaxe) des Körpers, welche durch den Mund und den im hinteren Interradius auf der Oralfläche gelegenen After hindurchgeht. Die kleinere unpaare Basalplatte liegt nämlich im linken vorderen Interradius. Denkt man sich jede der beiden grösseren Basalplatten durch eine radiäre Theilungslinie in 2 gleich grosse Stücke zerlegt, so erhält man die 5 gleich

grossen, regelmässig strahlenförmig angeordneten, interradial angeordneten Basalia der meisten übrigen Echinodermen. — Wo die 3 Basalia der Blastoiden zusammenstossen, inserirt mit seinem obersten Gliede, dem Centrodorsale, der Stiel.

An die Basalia schliesst sich der Ring der Radialstücke oder Gabelstücke an. Diese sind überall in typischer Fünfzahl vorhanden und bei den regulären Blastoideen regelmässig strahlenförmig angeordnet. Gabelstücke heissen sie, weil ein jedes Stück, ähnlich wie eine Stimmgabel, nach oben, d. h. oralwärts, sich in zwei Schenkel fortsetzt, die das distale Ende eines Ambulacrums zwischen sich fassen. Die Radialia bilden einen geschlossenen Ring, indem ihre Seitenränder aneinander schliessen.

Der dritte Ring von Platten, zum Perisoma gehörig, schliesst sich oralwärts direct an die Gabelschenkel der Radialia an und umgiebt das Peristom. Er besteht aus 5, bei den Regulares regelmässig strahlenförmig angeordneten interradialen Platten, den Interradialia oder Deltoidtafeln. Diese Tafeln bilden keinen geschlossenen Ring, indem sie durch die 5 Ambulacren von einander getrennt sind. Eine jede Deltoidtafel ruht mit ihrem apicalen Rande auf den oralen Rändern der aneinander stossenden Gabeln zweier benachbarter Radialia oder Gabelstücke. Die gegenseitigen Grössenverhältnisse der Basalia, Radialia und Interradialia der Blastoiden sind sehr verschiedene, vergl. die Figuren. Eines der 5 Interradialia, welches als das hintere bezeichnet wird, ist vom After durchbohrt.

Bei den irregulären Blastoiden (Fig. 674) (diese sind ungestielt) finden sich alle Tafeln des Panzers der regulären Blastoiden, aber sie sind selbstverständlich unregelmässig ausgebildet. Abweichend gestaltet und kleiner als die übrigen ist das Radiale, welches das abweichend gestaltete Ambulacrum in sich aufnimmt. Es erscheint ganz auf die Oralfläche des Körpers verschoben. Dabei sind die beiden mit diesem Radiale alternirenden paarigen Basalia *y* und *z* als schmale Platten stark oralwärts verlängert.

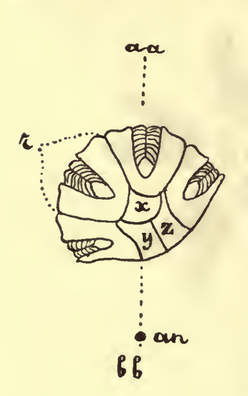


Fig. 674. Eleutherocrinus Cassedayi von der Apicalseite, nach ETHERIDGE und CARPENTER. *aa—bb* **die Axe, welche durch Mund und After geht,** *x* **das kleinere,** *y* **und** *z* **die beiden grösseren Basalia,** *r* **Radiale,** *an* **Analseite.**

Ob den Interradialia der Crinoiden und Blastoideen homologe Stücke im Skelete anderer Echinodermen vorhanden sind, lässt sich zur Zeit nicht sagen. Es wurde darauf hingewiesen, dass bei einer Prüfung dieser Frage die bei Ophiuriden zwischen dem Kranze der Radialia und der Oralseite interradial gelagerten Platten (Fig. 668) und unter den Echinoiden bei Tiarechinus (Fig. 652) die mittlere von den 3 Interradialplatten eines Interambulacralfeldes berücksichtigt werden dürften.

Dritte Unterklasse. Cystoidea.

Auch der kuglige, eiförmige, birnförmige oder kelchförmige Körper der Cystideen ist mit Kalkplatten gepanzert. Bei der einen Hauptgruppe, derjenigen der Eucystoidea, besteht der Panzer aus zahlreichen, ohne erkennbare Ordnung aneinander schliessenden, Platten. Bei diesen lässt sich ein typisches apicales Plattensystem nicht unterscheiden.

In der anderen Hauptgruppe, bei den Cystocrinoiden, die in gewissen Repräsentanten nahe Beziehungen zu den Crinoiden und Blastoiden erkennen lassen, besteht der Panzer aus einer relativ geringen Anzahl von Platten, und es lässt sich um den Scheitelpol herum ein echtes apicales Plattensystem nachweisen.

Die Formen, bei denen dieses Apicalsystem erkannt ist, gruppiren sich um 2 Centraltypen: Caryocrinus und Echinoencrinus. Die Gruppe Caryocrinus (Corylocrinus, Hemicosmites, Juglandocrinus) zeigt eine sechsstrahlige, die Gruppe Echinoencrinus (Callocystis, Lepadocrinus, Apiocystis, Cystoblastus, Glyptocystis, Pleurocystis, Prunocystis, Pseudocrinus etc.) die typische fünfstrahlige Anordnung der Platten. Bei beiden Gruppen ist die Basis dicyclisch, besteht also aus einem Kranz von Infrabasalia und einem Kranz von Basalia.

Fig. 675. Fig. 676.

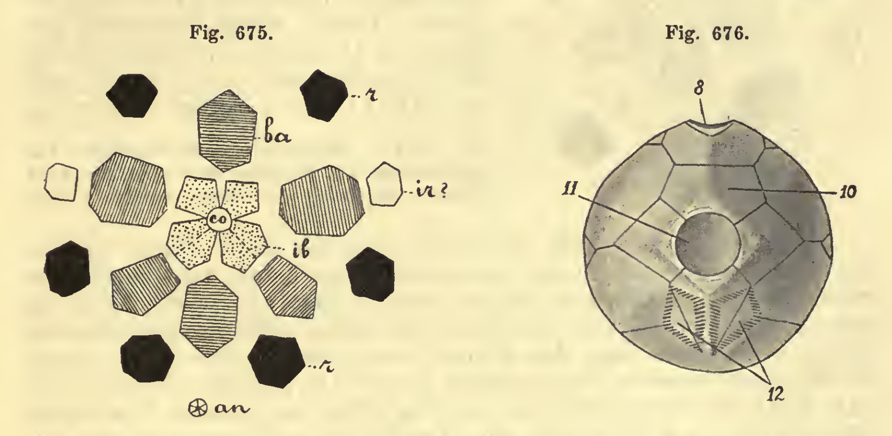


Fig. 675. Ausgebreitetes Plattensystem der Apicalkapsel von Caryocrinus ornatus nach Hall. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.

Fig. 676. Cystoblastus Leuchtenbergi von der Apicalseite. 11 Stielansatz, 8 After, 10 Infrabasalia, 12 Porenrauten.

Caryocrinus, sechsstrahlig (Fig. 675). Der Infrabasalkranz besteht aus 4 Platten, 2 (an einander stossenden) grösseren und 2 kleineren. Jede der beiden grösseren Platten stellt eine Doppelplatte dar. Aussen am Infrabasalkranz liegt ein geschlossener Kranz von 6 interradialen Basalia und um diesen herum ein geschlossener Kranz von 6 Radialplatten. Alle diese Platten mit Hinzurechnung von 2 accessorischen (Interradialia?) bilden den apicalen Panzer, den Kelchpanzer des gestielten festsitzenden Caryocrinuskörpers, von der Insertionsstelle des Stieles bis zur Armbasis. Der After liegt excentrisch auf der Oralfläche in der (interradialen) Verlängerung der Naht zwischen den beiden grösseren Infrabasalia. Vergl. auch Fig. 676.

Echinoencrinus, fünfstrahlig (Fig. 677). Der Infrabasalkranz besteht aus 4 Tafeln, einer grösseren hinteren und 3 kleineren. Die grössere ist eine Doppelplatte (besteht aus 2 verschmolzenen Platten). Ausserhalb des Infrabasalkranzes folgt der geschlossene Kranz der 5 Basalia, und ausserhalb dieser der Kranz der 5 Radialia, zwischen welche sich accessorische Stücke einschalten, deren Homologien nicht zu erkennen sind. Der After liegt hinten rechts. Bei Cystoblastus sind die Radialia, ähnlich den Radialia oder Gabelstücken

der Blastoiden, oralwärts tief ausgeschnitten, zur Aufnahme der Ambulacra. (Vgl. 640 und 640*a*, pag. 899 und Fig. 676.)

B. Das orale Plattensystem.

Es existirt bei gewissen Echinodermen (Pelmatozoen und Ophiuriden) ein dem apicalen diametral gegenüberliegendes, den oralen (ventralen, actinalen) Pol umstellendes Plattensystem, welches sich in ähnlicher Weise um die linke Cölomblase der Larve herum entwickelt, wie das apicale um die rechte. Dieses Oralsystem ist aber viel einfacher als das apicale und besteht nur aus einem einzigen Kranz von 5 (seltener 6, bei sechsstrahliger Anordnung des ganzen Plattensystems) Platten, welche, interradial gelagert, im Oralsystem den Basalplatten des Apicalsystems entsprechen und als Oralplatten bezeichnet werden.

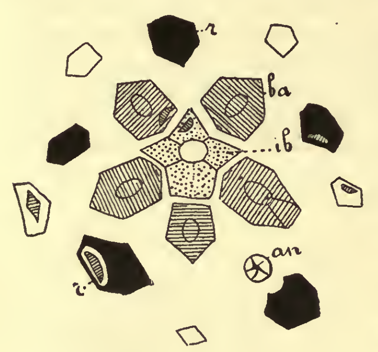


Fig. 677. Ausgebreitetes Plattensystem der Apicalkapsel von Echinoencrinus armatus, nach Forbes. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.

Als Ausgangspunkt für die Betrachtung des oralen Plattensystems eignet sich wieder am besten die gestielte Larve von Antedon (Pentacrinusstadium). Auf einem jungen Stadium dieser Larve erscheint die orale Fläche des Kelches überwölbt von einem allseitig geschlossenen Dache. Sie bildet also den Boden, das Gewölbe die Decke einer allseitig geschlossenen Höhle, welche als Vorraum oder Tentakelvestibulum bezeichnet wird. In der Mitte des Bodens bricht der Mund durch, den Darm mit dem Vestibulum in Verbindung setzend. Der Mund steht also auf diesem Stadium nicht mit der Aussenwelt in Verbindung. Ebensowenig ragen die 15 primären Tentakel, die sich auf der Kelchscheibe erheben, nach aussen vor. Diese Organe sind vielmehr im Vestibulum verborgen, vom Gewölbe bedeckt. Dieses besteht aus 5 interradialen Lappen, die von 5 interradialen Skeletplatten, den Oralplatten, gestützt werden. Erst secundär bildet sich auf dem Gipfel des Gewölbes eine Oeffnung, und seine 5 Orallappen weichen so auseinander, dass durch die zwischen ihnen entstehenden Spalten die Tentakel nach aussen vorragen können. Der Mund steht jetzt mit der Aussenwelt in offener Communication.

Anfänglich ruhen die 5 Oralplatten mit ihren apicalen Seiten direct auf den oralen Seiten der Basalplatten des Apicalsystems. In dem Maasse aber, als der Kelch sich vergrössert und die Arme auswachsen, entfernen sich die oberen Seiten der Basalia und die neu auftretenden, die Arme stützenden Radialia immer mehr von den Oralplatten, welche im Centrum der Kelchdecke, den Mund umstellend, zurückbleiben. So bildet sich zwischen der Basis der Arme und dem im Vergleich zum fortwachsenden Kelche immer winziger werdenden Kranze von Oralplatten eine Ringzone, die periphere Zone der Kelchdecke. Vom Munde gehen radiär die Nahrungsfurchen aus, treten zwischen den 5 Orallappen hindurch und verlaufen in der peripheren Zone der Kelchdecke radiär weiter an die Basis der Arme. Diese periphere Zone wird immer

grösser, während die centrale, von den 5 Orallappen umstellte, nicht weiterwächst, einen immer kleineren centralen Bezirk der Kelchdecke bildet. Schliesslich werden die Oralplatten mit den sie tragenden Orallappen vollständig resorbirt, die winzige Centralzone lässt sich dann nicht mehr unterscheiden, und es stellt die ganze orale Fläche des Antedonkelches eine freie Scheibe dar, deren weitaus grösster Theil ausserhalb der Basis der Oralpyramide gebildet wurde. In der Mitte dieser Oralscheibe liegt frei und unbedeckt der Mund, und auf ihrer Oberfläche verlaufen strahlenförmig die offen zu Tage tretenden Nahrungsfurchen an die Basis der Arme.

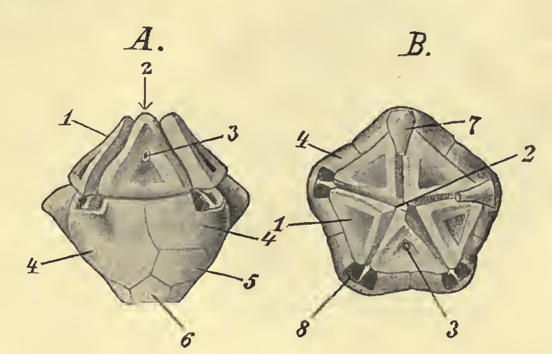


Fig. 678. Haplocrinus mespiliformis, nach Wachsmuth und Springer. ***A*** Von der Analseite; ***B*** von der Oralseite. 1 Oralia, 2 Oralpol, 3 Anus, 4 Radialia, 5 abgetheiltes Radiale, 6 Basalia, 7 Basalstück des Armes, 8 Ansatzstelle des Armes.

Ueberblicken wir das Formenheer der **Crinoiden**, so finden wir einige Gruppen, in welchen 5 Oralplatten, ganz ähnlich wie bei der Larve von Antedon, das ganze Skelet der Kelchdecke darstellen. Bei den Inadunata Larviformia, Typus Haplocrinus (Fig. 678), findet sich in der That eine geschlossene Pyramide von 5 Oralplatten, die am Kelchrande auf den Radialia der Apicalkapsel ruhen. Nur an der Basis der Arme weichen die 5 Oralplatten zur Bildung von 5 radialen Oeffnungen auseinander, durch welche die Nahrungsfurchen auf die Arme übertreten. Die hintere Oralplatte ist etwas grösser als die übrigen und vom After (?) durchbohrt.

Aehnlich verhalten sich die lebenden Gattungen Holopus und Hyocrinus (Fig. 679), die lebende stiellose Gattung Thaumatocrinus und die recente Canaliculatengattung Rhizocrinus. Alle diese Gattungen besitzen 5 Oralplatten. Aber diese Oralia sind bei allen getrennt und bilden keine geschlossene Pyramide — es steht der Mund zwischen ihnen hindurch mit der Aussenwelt in offener Verbindung. Verglichen mit der Larve von Antedon und mit Haplocrinus, zeigt Holopus in dem Sinne noch am meisten ein primitives (oder embryonales) Verhalten, als die Oralpyramide gross ist und fast die ganze Kelchdecke einnimmt, so dass zwischen ihrer Basis und dem Kelchrand nur eine sehr schmale periphere Zone übrig bleibt. Auch bei Hyocrinus (Fig. 679) und Thaumatocrinus sind die Oralia noch ansehnlich, aber die (mit dichtgedrängten Täfelchen besetzte) periphere Zone der Kelchdecke, welche die Basis der Oralpyramide vom Kelchrande trennt, ist schon etwas breiter als bei Holopus (ungefähr $^1/_5$ des Durchmessers der ganzen Kelchdecke). Bei Rhizocrinus lofotensis sind die Oralia schon kleiner und bei Rhizocrinus Rawsoni fast rudimentär, so dass die nach aussen von ihnen gelegene Zone den grössten Theil der Kelchdecke ausmacht.

Bei den Cyathocrinidae (Inadunata Fistulata) lassen sich im

Centrum der getäfelten Kelchdecke 5 grössere Oralia bald deutlich unterscheiden, bald erscheinen sie theilweise oder ganz resorbirt, und man findet an ihrer Stelle unregelmässige Stücke. Wo sie deutlich zu erkennen sind, ist das hintere von ihnen das grösste und bisweilen zwischen die anderen nach vorn verschoben. Ueberall bedecken sie den Mund derart, dass er verborgen liegt.

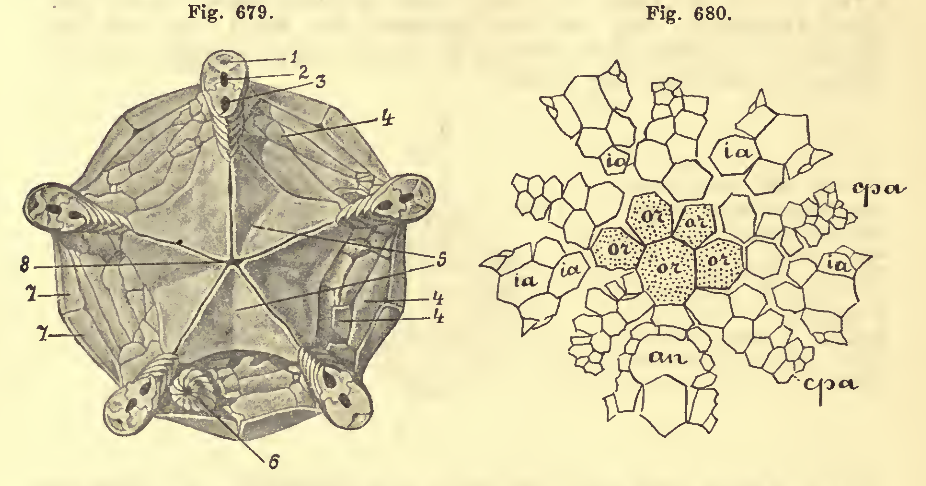


Fig. 679. **Hyocrinus Bethellianus** nach P. H. Carpenter. Kelchdecke. 1 Axenkanal der Armglieder, 2 Leibeshöhle der Arme, 3 Nahrungsfurche der Arme, 4 kleinere Täfelchen der Kelchdecke, 5 Oralia, 6 Analkegel, 7 die oralen Kanten der Radialia.

Fig. 680. **Plattensystem der Kelchdecke (Ventralkapsel) von Platycrinus tuberosus** nach Wachsmuth und Springer. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.

Bei den Camerata (Fig. 680) lassen sich die 5 Oralplatten (*or*) in der Mitte der reich und fest gepanzerten, oft hochgewölbten Kelchdecke fast immer unterscheiden. Sie schliessen über dem Munde fest zusammen. Das hintere Orale ist grösser als die übrigen und zwischen sie hineingeschoben.

Soweit die diesbezüglichen Verhältnisse bei den Articulata (Ichthyocrinoidae) bekannt sind, sind auch hier in der Mitte der reich, aber lose getäfelten Kelchdecke 5 Oralia zu erkennen. Aber sie sind gesondert und umstellen einen offenen Mund. Das hintere ist grösser als die übrigen.

Bei den Canaliculata fehlen (mit Ausnahme der oben erwähnten Gattung Rhizocrinus) die Oralia beim erwachsenen Thier vollständig.

Bei den **Blastoideen** ist die Mundgegend bedeckt von einer Decke, welche aus zahlreichen kleinen Täfelchen besteht, die gewöhnlich keine bestimmte Anordnung erkennen lassen und sich als Deckplatten auf die Ambulacra fortsetzen. Bei einigen wenigen Formen jedoch und besonders bei Stephanocrinus lassen sich 5 Oralia unterscheiden. Bei Stephanocrinus bilden diese 5 interradialen Oralia eine geschlossene Pyramide über der Mundgegend, sie ruhen auf den Interradialia (d. h. den Deltoidstücken).

Auch bei vielen **Cystoideen** wird der Mund von einer Oralpyramide überwölbt. Bei Cyathocystis sind die sie bildenden 5 Oralplatten ungefähr gleich gross, bei Arten der Gattungen Sphaeronis,

Glyptosphaera und Pyrocystis ist, wie bei so manchen Camarata, die hintere Oralplatte grösser als die übrigen. Bei der sechsstrahligen Cystoidenform Caryocrinus finden sich ähnliche Verhältnisse, eine der 6 Oralplatten ist von hinten nach vorn zwischen die übrigen 5 hineingerückt, welche sie symmetrisch umstellen.

Bei den **Ophiurideen** bemerkt man an der Oralseite (Unterseite) der Scheibe in jedem Interradius eine Platte, welche sich gewöhnlich durch bedeutendere Grösse auszeichnet. Eine dieser als Mundschilder (Fig. 626) bezeichneten Platten ist als Madreporenplatte von den Wasserporen des Steinkanals durchbohrt. Sie treten bei Amphiura auf der Oralseite der fünfeckigen Larve an deren Rande auf. Man hat diese Mundschilder — wohl mit Recht — mit den Oralia der Pelmatozoen homologisirt.

Bei den **Asteroideen** kommt in jedem Interbrachialbezirk an der Unterseite der Scheibe am Rande des Mundes ein in seiner Gestalt sehr wechselndes Skeletstück vor, welches als Odontophor (Fig. 691) bezeichnet worden ist. Diese Skeletstücke, die wir als die proximalen oder basalen Platten des interbrachialen Systems bezeichnet können, dürften den Oralia der Pelmatozoen und den Mundschildern der Ophiuriden entsprechen, wenn sie auch durch die Mundplatten (je das erste Paar Adambulacralplatten) in die Tiefe gedrängt und gewöhnlich vollständig von aussen verdeckt werden. Sie entstehen bei der Larve von Asterias frühzeitig (nachdem die 5 Terminalplatten, die 5 Basalia, die apicale Centralplatte, die 10 oralen Ambulacralplatten und 20 weitere Ambulacrarplatten gebildet sind) interbrachial zwischen zwei oralen Ambulacralplatten.

Oralia sind bei den **Echinoideen** nicht nachgewiesen. Ob bestimmte Stücke des Kalkringes der **Holothurien** den Oralia der übrigen Echinodermen entsprechen, steht dahin.

C. Das perisomatische Skelet.

Das perisomatische Skelet der Echinodermen wird von der Gesammtheit der Skeletstücke gebildet, welche den Körper zwischen dem apicalen und dem oralen Plattensystem bepanzern. Die Beziehungen zwischen der Ausdehnung des perisomatischen Skeletsystems einerseits und der Ausdehnung der polaren (des apicalen und oralen) Systeme anderseits liegen auf der Hand. Beide zusammen bilden den gesammten Körperpanzer. Wo die polaren Systeme nur einen geringen Theil der Körperwand in Anspruch nehmen, ist das perisomatische Skelet um so stärker entwickelt und umgekehrt. So bilden bei den Blastoideen die polaren Systeme (und vorwiegend das apicale), bei den meisten Echinoiden, Asteroiden und und Ophiuriden das perisomatische System fast den ganzen Körperpanzer. Wo die äquatoreale Zone des Körpers sich zu verschieden gestalteten, unverästelten oder verästelten Armen auszieht, wie bei den meisten Pelmatozoen, den Asteroideen und Ophiuroideen, wird das Skelet dieser Arme ausschliesslich von perisomatischen Stücken gebildet. Bestimmte Homologien lassen sich zur Zeit im perisomatischen System durch die Klassen der Echinodermen hindurch nicht nachweisen.

I. Holothurioidea.

In der Cutis (Lederhaut) der Holothurien, sowohl in der Körperwand als in der Wand der Tentakeln, Ambulacra, Füsschen und Ambulacralpapillen finden sich in grosser Menge mikroskopisch kleine Kalkkörper von bestimmter Gestalt (Fig. 681), welche der Haut eine festere, derbere Beschaffenheit verleihen und wohl vorwiegend die Bedeutung von Schutzmitteln haben. Man bezeichnet diese Kalkkörperchen je nach ihrer besonderen Gestalt als Anker, Rädchen, Stäbchen, Ankerplatten, Kreuze, Gitterplatten, Stühlchen, Schnallen, Biscuits, Näpfchen, Rosetten etc.

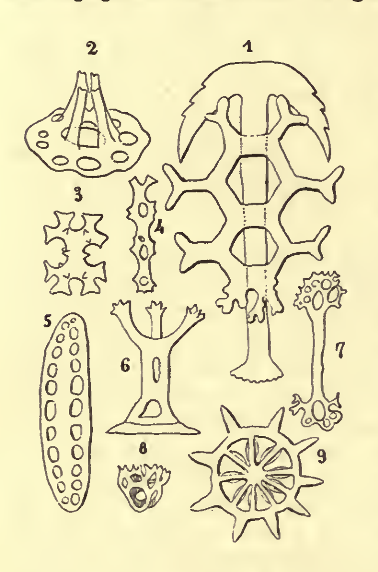


Fig. 681. Mikroskopische Kalkkörper von Holothurien. 1 Anker und Ankerplatte von Synapta inhaerens O. F. M. 2 Stüblchen von Cucumaria longipeda Semp. 3 Kreuzförmiger Körper von Cucumaria crucifera Semp. 4 Stäbchen aus einem Füsschen von Stichopus japonicus Scl. 5 Stützplättchen aus einem Füsschen von Stichopus japonicus 6 Stüblchen von Holothuria Murrayi. 7 Stäbchen aus den ventralen Ambulacralanhängen von Oneirophanta mutabilis Théel. 8 Gitter halbkugel von Colochirus cucumis Semp. 9 Rädchen von Acanthotrochus mirabilis Dan. & Kor.

Ihre Gestalt und die Art ihres Zusammenvorkommens sind von systematischer Bedeutung, besonders für die Unterscheidung der Species. Fast alle die verschiedenen Formen von Kalkkörpern lassen sich in einer Weise, die hier nicht näher besprochen werden kann, auf eine gemeinsame Grundform zurückführen, einen sehr kurzen Stab, welcher an seinen beiden Enden zu dichotomischer Verästelung neigt. Bei einigen Dendrochiroten (Psolus, Theelia etc.) erreichen die Kalkkörperchen auf der physiologischen Rückenseite des Körpers eine bedeutendere Grösse (1—5 mm), so dass dann der Rücken in einer dem blossen Auge deutlich wahrnehmbaren Weise mit Schuppen oder Plättchen gepanzert erscheint (Fig. 609).

Bei den Dendrochiroten ist ein vorderer Leibesabschnitt, der Rüssel, einstülpbar. An der hinteren Grenze dieses Rüssels (bei ausgestülptem Zustande desselben) finden sich nun bei einzelnen Gattungen 5 kalkige Mundklappen, welche bei zurückgezogenem Rüssel sich zu einer Rosette zusammenlegen und die Einstülpungsöffnung vertheidigen. Bei Psolus sind die 5 Mundklappen interradial gelagert und bestehen je aus einer grösseren dreieckigen Kalkplatte (Fig. 609), bei Colochirus, Actinocucumis etc. sind sie radial gelagert und bestehen aus dicht angehäuften Kalkkörperchen und Ambulacralpapillen. Bei zahlreichen Aspido- und Dendrochiroten kommen auch im Umkreise des Afters radial oder interradial gelagerte Analklappen (Afterplatten, Afterzähne) vor.

II. Echinoidea.

Das Skelet der Echinoideen bildet eine Panzerkapsel, die sogenannte Schale, welche die Eingeweide umhüllt. Die Platten dieser Kapsel werden zum grössten Theil von den Kalkstücken des perisomatischen Systems gebildet, indem im Allgemeinen die Platten des Apicalsystems

(die Centralplatte, die Stücke des Periproktes, die Basalplatten und Radialplatten) nur einen kleinen, ja bisweilen einen verschwindend kleinen Bezirk am Apicalpole der Schale bilden. Doch giebt es von dieser Regel Ausnahmen, wie z. B. die triassische Gattung Tiarechinus, bei welcher die Platten des Apicalsystems einen ansehnlichen Theil der Schale ausmachen (vergl. Fig. 612).

Die Gestalt der Schale wird also bei den Echinoideen im Allgemeinen durch das perisomatische Skelet bestimmt. Man nennt Ambitus den horizontalen Umriss der Schale, den Contour, den man sieht, wenn man eine Seeigelschale vom oralen oder vom aboralen Pole aus betrachtet. Dieser Ambitus ist bei den regulären Seeigeln im Allgemeinen kreisrund oder fünfeckig mit stumpf abgerundeten Ecken, seltener oval, wobei aber der grösste Durchmesser des Ambitus nicht mit der Symmetrieaxe zusammenzufallen braucht. Bei den irregulären Seeigeln nimmt der Ambitus eine symmetrische, meist von vorn nach hinten verlängerte elliptische, ei- oder herzförmige Gestalt an.

Bei allen Seeigeln mit Ausnahme der Spatangoiden liegt der Mund in der Mitte der oralen Fläche der Schale, bei den Spatangoiden ist er auf dieser Fläche nach vorn verschoben. Immer aber bleibt der Mund das Centrum, um welches sich die Platten des perisomatischen Skeletes gruppiren.

Was den After anbetrifft, so haben wir schon gesehen, dass er bei den regulären, endocyclischen Formen im Centrum des Apicalsystems liegt, dass er aber bei den exocyclischen Formen aus dem Apicalsystem heraus- und in den hinteren Interradius hineintritt, wo er sich dem Ambitus nähern, ja diesen überschreiten und — immer im hinteren Interradius — auf die Oralfläche der Schale rücken kann.

Das gesammte Perisoma, vom Munde bis zum Apicalsystem, zerfällt in zwei Abschnitte: 1) einen den Mund umgebenden kleineren Theil, das Peristoma oder Mundfeld, und 2) den übrigen grösseren Theil, zwischen Peristoma und Apicalsystem, die Corona. Im Peristoma sind die Skeletstücke gewöhnlich lose neben einander gelagert oder sie schieben sich dachziegelförmig über einander, wobei sie aber gegen einander bewegt werden können. Bisweilen ist das Peristoma membranös, ohne Skeletstücke. In der Corona sind die Skeletplatten gewöhnlich fest mit einander durch Nähte (Suturen) verbunden, wie die Platten des Apicalsystems, mit denen zusammen sie eine starre Schale bilden. Bei den verwesenden Seeigeln — und bei den allermeisten fossilen Echinoiden — erhält sich diese Schale im Zusammenhang, während die Skeletstücke des Peristoma auseinanderfallen und sich in Folge dessen bei der Versteinerung selten erhalten haben.

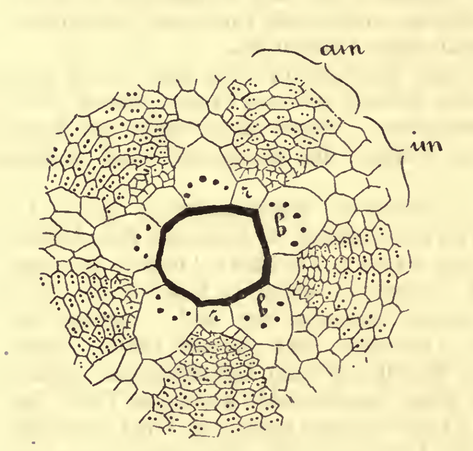
Das perisomatische Skelet besteht bei allen Echinoiden aus zwei Plattensystemen, welche als in 10 Meridianen gelegene Zonen vom Apicalsystem über den Ambitus hinweg gegen den Mund ziehen; 5 dieser Zonen oder Plattensysteme sind radial gelagert, man nennt sie Ambulacren. In absolut constanter Weise schliessen sich diese 5 Zonen, auf welchen sich die Ambulacralfüsschen erheben und welche von Poren zum Durchtritt der zur Schwellung dieser Füsschen dienenden Zweige der Ambulacralgefässe durchbohrt sind, an die 5 Radialplatten (Ocellarplatten) des Apicalsystems an, so dass jedes Ambulacrum an seinem apicalen Ende an eine Ocellarplatte anstösst. Die 5 anderen Zonen oder Plattensysteme sind interradial gelagert und heissen Interambulacra oder interambulacrale Plattensysteme. Sie alterniren regelmässig mit den Ambulacra.

Wir wollen nun das perisomatische Skelet der Echinoiden von einigen specielleren Gesichtspunkten aus betrachten.

a) Die Zahl der verticalen Plattenreihen in den Ambulacren (Radien) und Interambulacren (Interradien).

Bei allen Euechinoidea (vom Devon bis zur Gegenwart) besteht die Corona aus 20 meridionalen Plattenreihen, von denen 10 paarweise vereinigte dem Ambulacralsystem, die 10 anderen, ebenfalls paarweise vereinigten, dem Interambulacralsystem angehören. Es wechseln also 5 Doppelreihen von Ambulacralplatten regelmässig mit 5 Doppelreihen von Interambulacralplatten ab.

Bei den ausschliesslich paläozoischen Palaeechinoidea ist die Zahl der meridionalen Plattenreihen in den Ambulacren sowohl, als auch in den Interambulacren eine wechselnde. Doch ist immer die Zahl der Plattenreihen in allen 5 Ambulacren und in allen 5 Interambulacren eines Individuums einer und derselben Art die gleiche.



Die Zahl der Plattenreihen in den Ambulacren ist auch bei den Palaeechinoiden gewöhnlich 2. Eine Ausnahme bilden nur die Melonitiden (Fig. 682) mit 4—10 Plattenreihen in jedem Ambulacrum.

Fig. 682. Apicalsystem und angrenzendes Perisoma von Melonites multipora Norw., nach Meek und Worthen. Bedeutung der Bezeichnungen s. p. 904.

In den Interradien ist die Zahl der Plattenreihen eine verschieden grosse. Nur eine einzige Plattenreihe in jedem Interradius weist Bothriocidaris auf. Bei allen übrigen Palaeechinoidea finden sich mehr als 2 (3—11) Plattenreihen in jedem Interradius (Fig. 611). Durch grosse Einfachheit zeichnet sich das interradiale Plattensystem der interessanten Gattung Tiarechinus (Fig. 612) aus, welches in jedem Interradius aus nur 4 Platten besteht, einer einzigen an den Peristomrand an- das grosse Randplatte des Peristoms und 3 zwischen diese und stossenden Apicalsystem eingeschobenen, durch meridionale (senkrechte) Nähte getrennten Platten.

Die Platten oder Täfelchen der Echinoideen sind am häufigsten fünfeckig. In den beiden senkrechten Reihen eines Ambulacrums oder eines Interambulacrums alterniren die auf einander folgenden Platten gewöhnlich derart, dass die Naht oder Sutur zwischen den 2 Reihen eine Zickzacklinie bildet. Die Suturen zwischen den über einander liegenden Platten einer Reihe verlaufen meist horizontal (Fig. 613).

b) Die Poren des Ambulacralsystems, welche die Platten durchsetzen.

Als Regel für die Echinoiden gilt, dass die Poren paarweise vorkommen, Porenpaare oder Doppelporen bilden. Diese Doppel-

poren kommen ausschliesslich an den Ambulacralplatten vor. Zu jedem Ambulacralfüsschen (über die verschiedene Gestalt und Anordnung dieser Füsschen oder Tentakel vergl. den Abschnitt: Ambulacralgefässsystem) gehört ein Doppelporus, indem von der unter der Schale (an ihrer Innenseite) gelegenen Ampulle zwei Gefässe ausgehen, welche, die Schale gesondert durchsetzend, sich an der Basis des Füsschens zu dem das Füsschen durchziehenden und an seiner Spitze blind endigenden Gefässe vereinigen. Ursprünglich kommt auf jede Ambulacralplatte nur ein Porenpaar. Wo 2 bis mehrere Porenpaare auf einer Platte vorkommen, ist diese Platte nachweislich eine zusammengesetzte, aus ebenso vielen mit einander verschmolzenen Plättchen hervorgegangen, als sie Porenpaare trägt. Primärplatten sind solche, welche vom seitlichen Rande eines zweireihigen Ambulacrums bis zur medianen Naht zwischen den 2 Reihen von Ambulacralplatten reichen. Halbplatten sind solche, welche diese Naht nicht erreichen. Eingeschlossen sind die Platten, welche den Rand des Ambulacrums nicht erreichen. Isolirte Platten erreichen weder den Rand noch die mediane Naht des Ambulacrums.

Ausser den Doppelporen kommen bei den Clypeastroiden und Spatangoiden auch einfache Poren vor, zu denen kleine Tentakel gehören. Die Anordnung dieser Poren ist verschieden und sie sind häufig nicht auf die Ambulacren beschränkt, sondern finden sich auch auf den Interradien, besonders auf der Oralfläche. Bisweilen sind sie zerstreut, häufig in Furchen, den sogenannten Ambulacralfurchen, welche vom Peristom ausstrahlen, sich mehr oder weniger weit gegen den Ambitus oder sogar darüber hinaus erstrecken und sich mehr oder weniger stark verästeln können.

c) Ueber die Symmetrie der Seeigelschale.

Die regulären Seeigel (Cidaroiden, Diadematiden, die meisten Palaeechiniden) erscheinen bei oberflächlicher Betrachtung der Schale streng radiär gebaut. Das Afterfeld liegt am apicalen, das Mundfeld am diametral gegenüberliegenden oralen Pol. Alle Ambulacren, beziehungsweise Interambulacren, erscheinen unter sich gleich, und der Ambitus ist mit wenigen Ausnahmen kreisrund bis regelmässig fünfeckig mit abgerundeten Ecken. Auch bei den Holectypoiden erscheint die Schale im Allgemeinen radiär, sowohl mit Rücksicht auf die kreisrunde bis regelmässig fünfeckige Form des Ambitus, als mit Rücksicht auf die gleichmässige Ausbildung der Ambulacren und Interambulacren. Das Peristom behauptet seinen Platz in der Mitte der Oralfläche. Trotzdem lässt sich bei den Holectypoiden auf den ersten Blick die Längsaxe und die Symmetrieebene erkennen, weil das Afterfeld aus dem Apicalsystem hinaus und in einen Interradius, den man nun als den hinteren bezeichnet, hineingerückt ist. Das Gleiche gilt für die Clypeastroiden und in erhöhtem Maasse für die Spatangoiden. Bei den Clypeastroiden verbleibt das Peristom mit dem Mund noch in der Mitte der Oralfläche, oder es entfernt sich doch nur sehr wenig von dieser Stelle. Aber der Ambitus ist nicht mehr kreisrund oder regelmässig fünfeckig, sondern sein Umriss erscheint in symmetrischer Weise in der Richtung der Längsaxe verlängert oder verkürzt, so dass man schon bei ganz oberflächlicher Betrachtung die Symmetrieebene herausfinden kann. Abgesehen davon, dass der hintere Interradius sofort durch das in ihm liegende Afterfeld kenntlich ist, zeichnet er sich bei den Scutelliden oft noch durch ein durchgehendes Loch (Lunula) in der

Schale aus, welches in den übrigen Interradien nie vorkommt. Auch in der Zahl und Anordnung der radialen Lunulae oder marginalen Einschnitte prägt sich nicht selten bei Scutelliden die bilaterale Symmetrie deutlich aus. (Fig. 614—616.)

Am deutlichsten offenbart sich die bilaterale Symmetrie bei den Spatangoiden, wo sie in der merkwürdigen Familie der Pourtalesiidae gipfelt. Der Ambitus — im Einzelnen sehr verschieden gestaltet — ist häufig eiförmig, herzförmig, bei Pourtalesia flaschenförmig. Abgesehen davon, dass überall das Afterfeld irgendwo im hinteren Interradius liegt, verlässt auch das Mundfeld die Mitte der Oralseite, um auf dieser mehr oder weniger weit nach vorn zu rücken. (Bei den Cassiduliden finden wir alle Uebergänge von einer centralen bis zu einer frontalen Lage des Mundfeldes.) Da der Mund und das Mundfeld aus anatomischen Gründen immer das Centrum aller Radiensysteme bildet, so wird durch seine Verlagerung nach vorn auch das ganze von ihm ausstrahlende Radiensystem nach vorn mitgezogen. Ueber die dadurch bedingte Ausbildung eines Biviums und Triviums, die ungleiche Beschaffenheit der Ambulacren und besonders die abweichende Ausbildung des vorderen Ambulacrums, die besondere Gestalt des Peristoms der Spatangoiden etc. siehe weiter unten. Auch das Apicalsystem verbleibt häufig nicht im dorsalen Centrum der Schale, sondern verschiebt sich mehr oder weniger weit nach vorn, seltener nach hinten, und der höchste Punkt der Schale kann dann vor (seltener hinter) den Mittelpunkt der Schale zu liegen kommen. (Fig. 617—619.)

Lässt sich bei den exocyclischen Echinoideen (bei denen das Analfeld irgendwo im hinteren Interradius liegt) die Längsaxe und die Symmetrieebene schon bei oberflächlicher Untersuchung leicht bestimmen, so ist dies bei genauerem Zusehen auch bei den regulären, endocyclischen Echinoiden, die scheinbar rein strahlenförmig gebaut sind, möglich. Schon bei Besprechung des Apicalsystems sind die constanten Beziehungen der äusseren Porenöffnungen des Steinkanals zur rechten vorderen Basalplatte gewürdigt worden. Diese Beziehungen sind nie ganz verwischt und sie sind es, welche bei erhaltenem Apicalsystem immer in sicherer Weise die Bestimmung der Längsaxe und Symmetrieebene gestatten.

Aber auch bei nicht erhaltenem Apicalsystem ist es, wie eine sehr genaue Untersuchung der Seeigelschale dargethan hat, zu jeder Zeit möglich, bei allen Echinoiden, den regulären und irregulären, den endocyclischen und exocyclischen, die Längsaxe und Symmetrieebene nach einem ganz bestimmten und constanten Verhalten der Schalenplatten zu bestimmen. Dieses Verhalten findet in dem Lovén'schen Gesetz seinen Ausdruck.

Nehmen wir irgend eine Spatangidenschale und legen wir sie mit dem Rücken (der Apicalseite) so auf eine senkrechte Fläche, dass der Mund nach oben, der hintere unpaare Interradius (zwischen dem Bivium) nach unten gerichtet ist. Wir bezeichnen nun, von dem linken unteren Ambulacrum (im Körper des Thieres ist es das rechte hintere) ausgehend und in der Richtung des Uhrzeigers fortschreitend, die 5 Ambulacren mit den Ziffern *I*, *II*, *III*, *IV*, *V* (Fig. 683). Jedes Ambulacrum nimmt mit 2 Platten, den sogenannten marginalen Peristomplatten, an der Begrenzung des Peristoms Theil. Die erste Marginalplatte, die wir, immer in der Richtung des Uhrzeigers fortschreitend, in jedem Ambulacrum antreffen, bezeichnen wir mit *a*, die zweite mit *b*. In dieser Weise

sind alle 10 Marginalplatten bezeichnet. Wenn wir nun diese 10 Marginalplatten genauer ins Auge fassen, so sehen wir, dass die Platten *Ia*, *IIa*, *IIIb*, *IVa*, *Vb* grösser sind und 2 Poren besitzen, während die kleineren Platten *Ib*, *IIb*, *IIIa*, *IVb* und *Va* je nur einen Porus aufweisen. Bilateral-symmetrisch sind also nur die Ambulacren *I* und *V*, d. h. die beiden hinteren, asymmetrisch aber sind die beiden paarigen

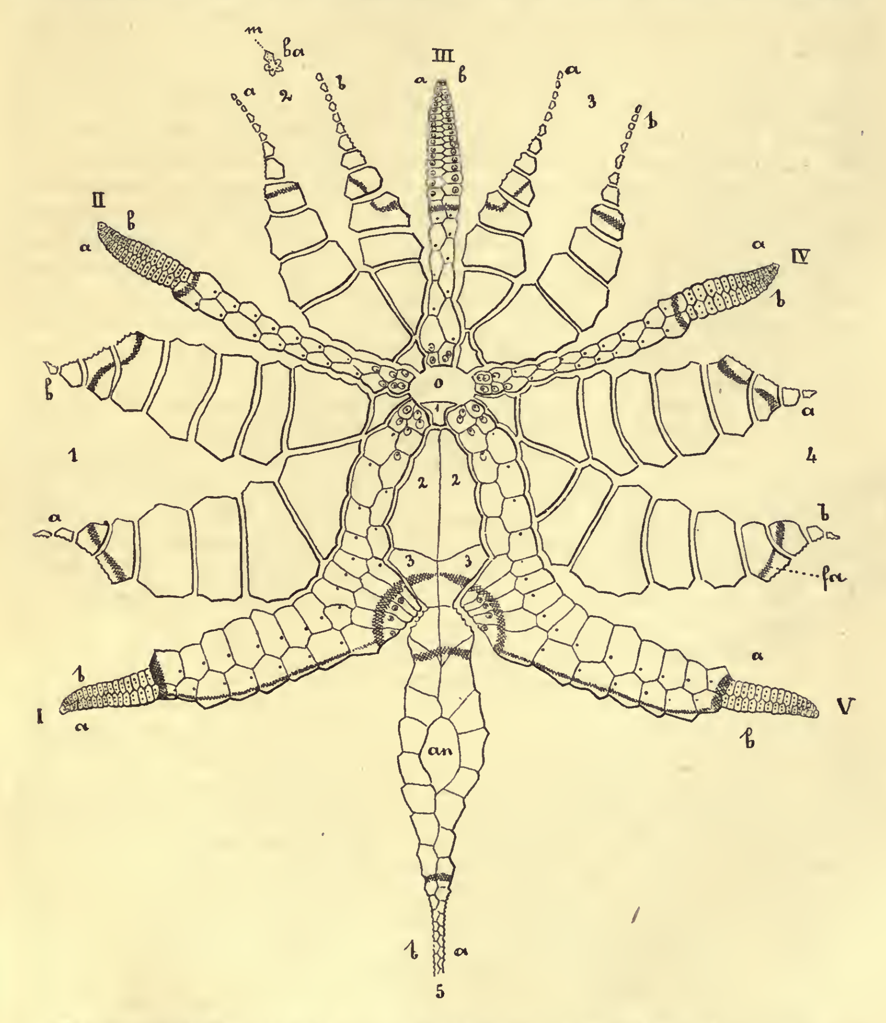


Fig. 683. **Kleinia luzonica** Gray. **Ausgebreitetes Plattensystem nach** Lovèn. *fa* **Fasciolen. Weitere Erklärung im Text, pag. 928.**

vorderen Ambulacren *II* und *IV* und die beiden Plattenreihen des vorderen unpaaren Ambulacrums *III*. Das Gesetz, dass sich die Platten *Ia*, *IIa*, *IIIb*, *IVa*, *Vb* durch gemeinsame Merkmale auszeichnen und unterscheiden von den unter sich ähnlichen Platten *Ib*, *IIb*, *IIIa*, *IVb*, *Va*, gilt für alle Echinoiden, nicht nur für die erwachsenen, sondern auch für die Jugendstadien. Die unterscheidenden Merkmale treten freilich

häufig nicht so deutlich zu Tage. Wir wollen noch ein weiteres Beispiel herausgreifen und illustriren. Wenn wir die Schale eines jungen Toxopneustes droebachensis von 3—6 mm Durchmesser (Fig. 684) analysiren, so sehen wir, dass von den 10 ambulacralen Randplatten des Peristoms 5 (verschiedenen Ambulacren angehörende) grösser sind, aus 3 primären Platten bestehen und 3 Doppelporen aufweisen, während die

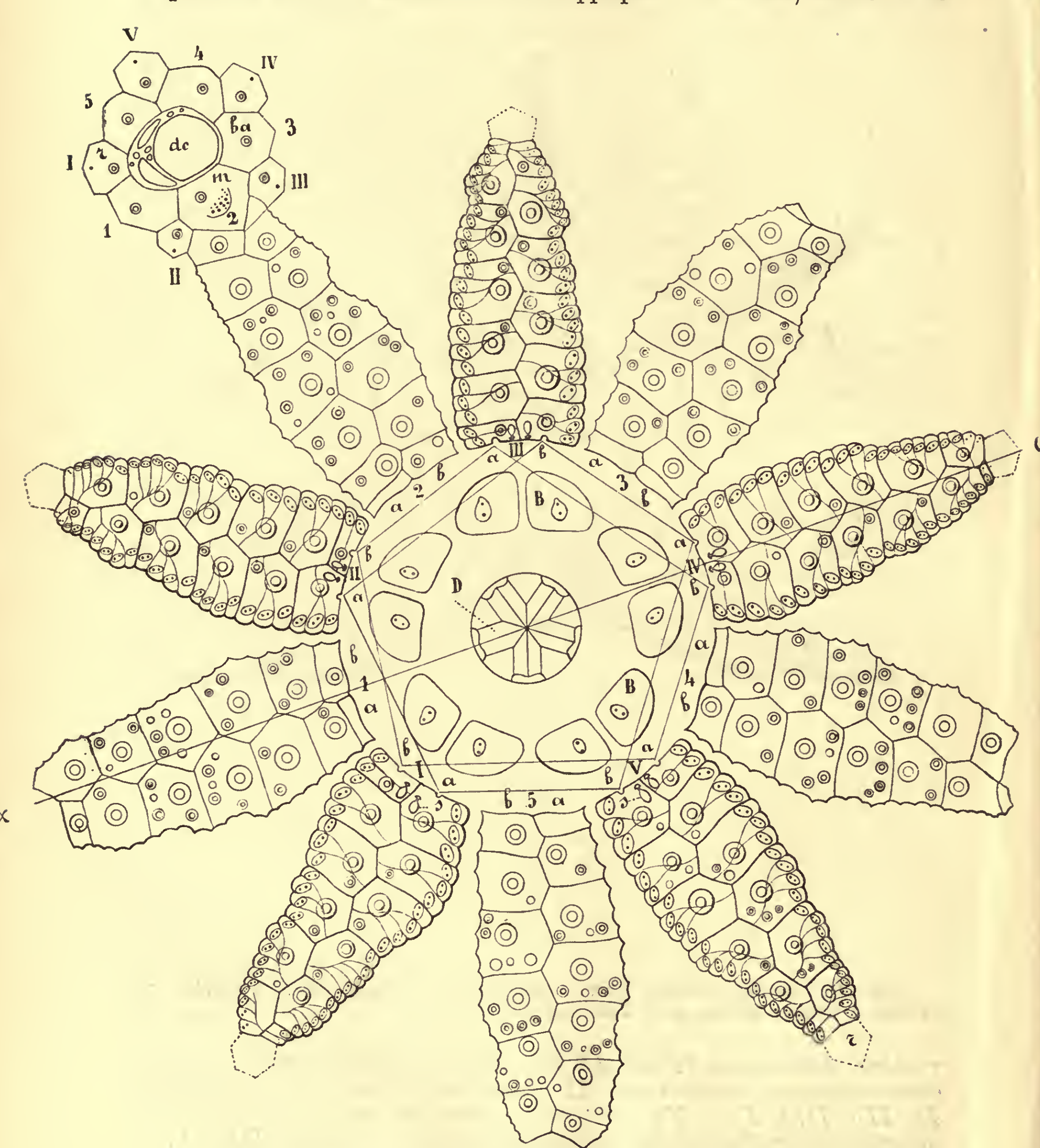


Fig. 684. **Toxopneustes droebachensis** juv. von 4 mm. Das gesammte Plattensystem, auf eine Ebene ausgebreitet, nach LOVÈN. *B* Peristomplatten, *D* Zähne.

5 übrigen kleiner sind, aus 2 primären Platten bestehen und von 2 Doppelporen durchbohrt sind. Wir können nun die Schale nur in eine einzige, nämlich in die in der Figur wiedergegebene Lage bringen, für welche die Formel *Ia, IIa, IIIb, IVa, Vb* resp. *Ib, IIb, IIIa, IVb, Va* Gültigkeit hat. So lässt sich an dem regulären Seeigel die Mediane bestimmen, welche derjenigen der irregulären entspricht. Wir können die Richtigkeit dieser Bestimmung prüfen, wenn wir nach der Lage des Madreporiten forschen. Dieser liegt in der That bei der ermittelten Orientirung in der rechten vorderen Basalplatte, zwischen den Radien *II* und *III*.

Das Lovén'sche Gesetz hat auch für andere als die ambulacralen Marginalplatten des Peristoms Gültigkeit.

Es sei hier im Vorbeigehen erwähnt, dass es zweckmässig ist, für alle Platten der Seeigelschale die angeführte Bezeichnungsweise zu gebrauchen; wir bekommen dann die Ambulacra *I—V*, die Ambulacralplattenreihen *Ia, Ib, IIa, IIb, IIIa, IIIb, IVa, IVb, Va* und *Vb*, im Apicalsystem die Radialia *I—V*. Bezeichnen wir die Interradien (Interambulacra), von dem links vom Ambulacrum *I* liegenden ausgehend und in der Richtung des Uhrzeigers fortschreitend (bei oraler Betrachtung der Schale), mit 1—5, so erhalten wir die Interambulacralplattenreihen 1*a*, 1*b*, 2*a*, 2*b*, 3*a*, 3*b*, 4*a*, 4*b*, 5*a*, 5*b* und die Basalia 1—5. Der Madreporit liegt im Basale 2. Die senkrecht auf einander folgenden Platten einer jeden Ambulacral- oder Interambulacralplattenreihe werden, vom Rande der Mundscheibe ausgehend, gezählt.

Das durch das Lovén'sche Gesetz charakterisirte Verhalten der Platten, im Verein mit der besonderen Lage des Madreporiten und der excentrischen Stellung des Afters im Analfelde der regulären Seeigel, zeigt uns, dass es, streng genommen, keine radiären Seeigelschalen und keine bilateral-symmetrischen giebt.

d) Die Beziehungen der Ambulacral- und Interambulacralplatten zum Peristom.

Drei Fälle sind zu unterscheiden.

1) Sowohl die Platten der Ambulacren als diejenigen der Interambulacren setzen sich in modificirter Weise über den Rand des Peristoms hinaus auf das Peristom selbst bis gegen den Mund fort. (Cidaroiden, Fig. 685.)

2) Nur die Ambulacralplatten setzen sich auf die Mundhaut fort (Diadematoida), entweder in mehreren concentrischen Plattenreihen (Streptosomata, Echinothuridae) oder als 5 Paar

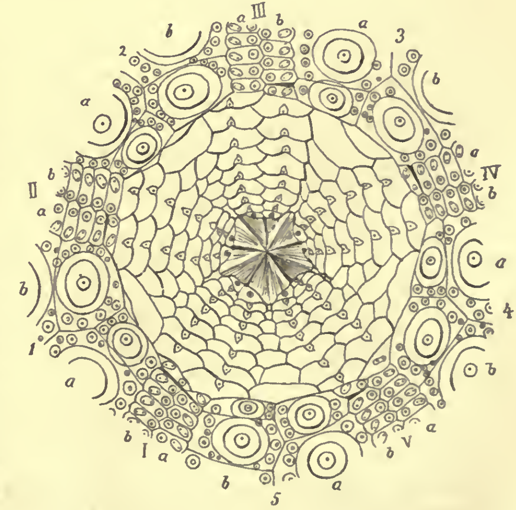


Fig. 685. Peristom und angrenzende Theile der Schale von Cidaris hystrix Lamk., **nach** Lovén.

isolirt in der Mundhaut liegende Platten, sogenannte Buccalplatten (Stereosomata).

3) Weder die Ambulacral- noch die Interambulacralplatten setzen sich auf das Peristom fort. (Holectypoida, Clypeastroida, Spatangoida.)

Auch unter den Palaeechinoidea giebt es Formen, bei denen die perisomatischen Platten bis zum Munde reichen, und zwar bei Lepidocentrus so, dass eine Unterscheidung von Coronal- und Peristomplatten nicht möglich ist.

Abgesehen von den hier erwähnten Peristomplatten ist das Mundfeld überall mit kleineren, unregelmässig angeordneten Kalkkörperchen besetzt.

Was die Zahl der Coronalplatten anbetrifft, welche das Peristom begrenzen (Marginalplatten des Peristoms), so ist darüber Folgendes zu sagen. Bei den regulären Seeigeln (Cidaroida, Diadematoida) und auch noch bei den meisten Holectypoida kommen 10 Paar Marginalplatten vor, 5 Paar ambulacrale und 5 interambulacrale. Doch giebt es gewisse Holectypoida, bei denen in einem oder in einigen Interradien nur eine einzige Marginalplatte vorkommt. Bei den Clypeastroida (Fig. 687) und Spatangoida (Fig. 683) gilt als Regel, dass das Peristom von 5 Paar ambulacralen und 5 einzelnen interambulacralen Marginalplatten begrenzt wird. Ausnahmen finden sich in der Spatangoidenabtheilung der Cassiduloida, wo z. B. unter den Echinoneidae Echinoneus und Amblypygus in den Interradien 2 und 4 je zwei Marginalplatten, in den übrigen je eine besitzen.

e) Art der Verbindung der Skeletplatten.

Bei den meisten Euechinoideen sind die Platten des Skelets, wenigstens der Corona, mit einander durch Nähte fest und unbeweglich verbunden. Sie bilden eine starre Schale. Anders bei sehr vielen Palaeechinoideen, und unter den Euechinoideen bei der Diadematoidenabtheilung der Echinothuriden, ferner, was das Skelet des Peristoms anbetrifft, bei den Cidaroiden (Fig. 686). Hier decken sich die Platten mit ihren Rändern dachziegel- oder schuppenförmig. Sie zeigen Imbrication. Speciell bei den Echinothuriden sind die Platten von einander durch Streifen unverkalkten Bindegewebes getrennt, was eine gewisse Formveränderlichkeit der Schale bedingt. Die Imbrication der Ambulacral- und der Interambulacralplatten ist eine entgegengesetzte. In den Ambulacren ist sie (wenn man die Schale von aussen betrachtet) eine

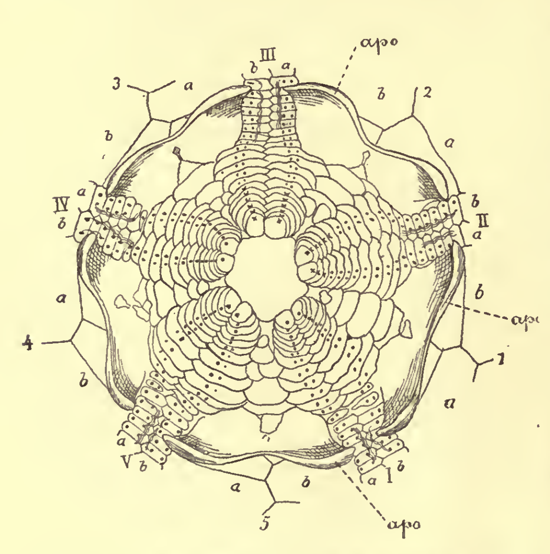


Fig. 686. Mundfeld von Cidaris papillata Leske, von innen, nach Lovèn. *apo* Perignathische Apophysen.

adorale, d. h. die oralen Ränder der Platten schieben sich über die apicalen der nächstunteren Platten. In den Interambulacren ist die Imbrication eine apicale, indem die apicalen Ränder einer jeden Platte sich über den oralen der nächstoberen hinüberschieben. Gelegentlich kommt auch seitliche Imbrication vor.

Eine leichte Imbrication zeigt sich auch bei gewissen Spatangoiden.

f) Specielle Modificationen der Ambulacren.

Bei allen Echinoiden, bei denen der Mund in der Mitte der Oralfläche bleibt, sind die 5 Ambulacren unter sich annähernd gleich beschaffen, gleich lang, gleich breit, in ähnlicher Weise mit Poren, Höckern etc. ausgestattet und werden nur dann ungleich lang, wenn das vom Peristom aus um den Ambitus herum zu erreichende Apicalsystem aus der Mitte der Apicalhemisphäre etwas nach vorn (seltener nach hinten) verschoben ist. Betrachten wir die Schale eines solchen Seeigels von der Oralseite, so bilden die Ambulacren einen regelmässig oder annähernd regelmässig fünfstrahligen Stern um die centrale Mundöffnung oder um das Peristom herum. Wo aber, wie bei den Spatangoiden, das Peristom mit dem Munde vom Centrum der Oralfläche aus (auf welcher die Seeigel kriechen) mehr oder weniger weit nach vorn verschoben ist und schliesslich bei den Pourtalesien ganz an den vorderen Ambitus zu liegen kommt, nehmen nothwendig die 5 Ambulacren einen verschieden grossen Antheil an der Bildung der genannten Oralfläche. Das unpaare vordere Ambulacrum (*III*) und die beiden vorderen und seitlichen Ambulacren (*II* und *IV*) verkürzen sich um so mehr und bilden einen um so geringeren Theil des gesammten ambulacralen Areals der Oralfläche (Bauchfläche), je weiter das Peristom mit dem Munde nach vorne rückt. Sie bilden zusammen das Trivium. Umgekehrt verlängern sich dabei immer mehr die beiden paarigen hinteren Radien und bilden einen immer grösseren Theil des Ambulacralareals der Bauchfläche. Sie stellen das Bivium dar. Selbstverständlich wird die Länge der Ambulacren des Triviums und des Biviums apicalwärts bestimmt durch die Lage des Apicalsystems. Erscheint das Apicalsystem nach vorn verschoben, so ist das Trivium auch apicalwärts verkürzt, ist es nach hinten verschoben, so verlängern sich die Ambulacren des Triviums auf der Apicalseite (besonders das vordere unpaare) unter entsprechender Verkürzung des Biviums. Besonders deutlich erscheint die Gruppirung der Ambulacren zu einem vorderen Trivium und einem hinteren Bivium auf der Apicalfläche derjenigen Spatangoiden, welche, wie z. B. die Collyritiden und Pourtalesiiden, ein aufgelöstes Apicalsystem (vgl. p. 911 u. 912) haben. Da sich die apicalen Enden der Ambulacren immer an die Radialplatten des Apicalsystems anschliessen, da aber ferner bei aufgelöstem Apicalsystem die beiden hinteren Radiala *I* und *V*, von den 3 vorderen getrennt, nach hinten verlagert sind, so sind nothwendigerweise auch die apicalen Enden der zwei hinteren Ambulacren (des Biviums) von denjenigen der drei vorderen Ambulacren (des Triviums) durch einen ansehnlichen Zwischenraum getrennt. Bei den Palaeechinoideen und unter den Euechinoideen bei den Cidaroiden, Diadematoiden, fast allen Holectypoiden und manchen Spatangoiden zeigen die Ambulacren in ihrem ganzen Verlauf einen ähnlichen Bau und eine ähnliche Ausstattung mit Poren. Bei den Clypeastriden und vielen Spatangoiden aber sind die Ambulacren auf der apicalen Seite in charakteristischer Weise modificirt; sie sind petaloid, ein jedes Ambulacrum bildet ein Petalodium (Fig. 614, 615, 617, 687). Ein solches

Petalodium kommt dadurch zu Stande, dass in jedem Ambulacrum die beiden Reihen von grossen Doppelporen vom Apex an divergiren, um sich wieder zu nähern und zu schliessen, bevor sie den Ambitus erreichen. So bilden die beiden Porenreihen eines Petalodiums ein Porenfeld von den Umrissen eines lanzettförmigen Blattes, und die 5 Petalodien zusammen bilden um den Scheitel herum eine zierliche Blattrosette, einem Blüthenkelch vergleichbar. Auf den übrigen Theilen der Ambulacren

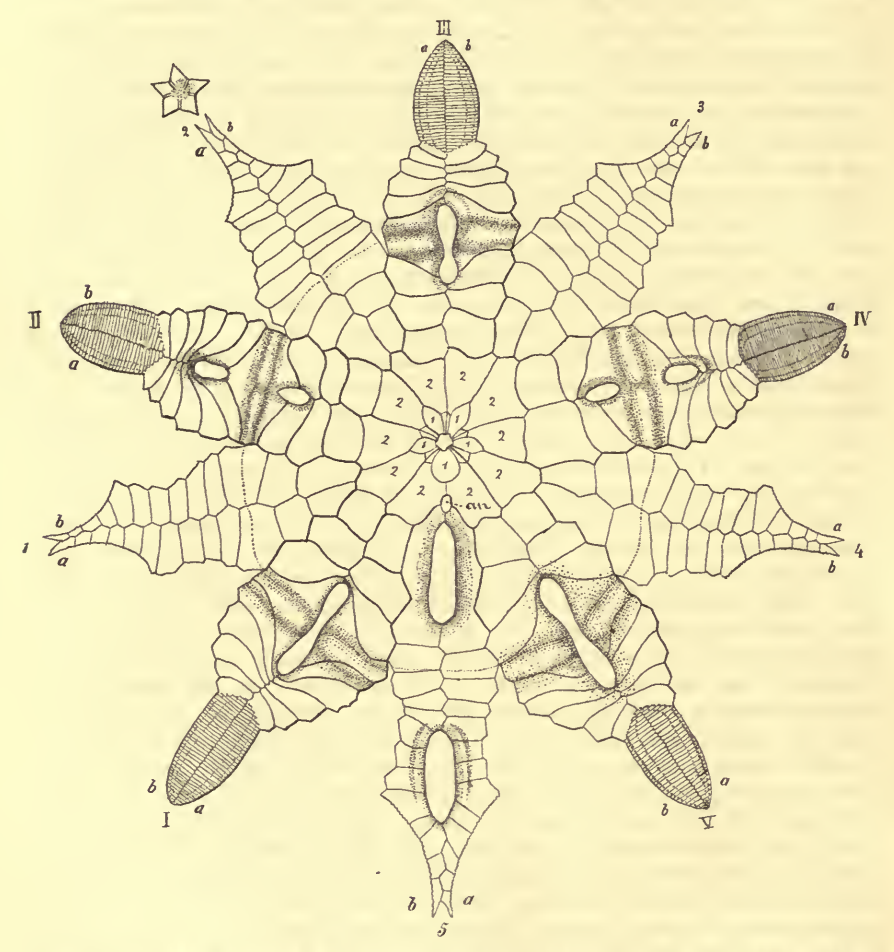


Fig. 687. Ausgebreitetes Plattensystem eines Clypeastroiden (Encope Valenciennesi Agass.), nach Lovèn.

sind dann die Poren einfach, klein, in geringer Zahl vorhanden und zerstreut angeordnet. Zwischen den gleichmässigen Ambulacren und den Ambulacren mit apicalen Petalodien finden sich vielfache Uebergänge, oft sogar innerhalb einer und derselben Familie. Besonders häufig ist eine Zwischenform, bei welcher die zwei Porenreihen eines Petalodiums sich an ihrem oralen Ende nicht schliessen, sondern offen bleiben. Die Ambulacren werden dann als subpetaloid bezeichnet. Ihre Petalodien sind oft stark verlängert.

Die Petalodien sind häufig vertieft (Fig. 617, p. 881) und dienen dann nicht selten als Bruträume oder Marsupia zur Aufnahme der jungen Brut.

In ähnlicher Weise, wie die Ambulacren um das Apicalsystem herum sich zu einer Petalodienrosette umbilden können, bilden sie in der Familie der Cassiduliden (Unterordnung Cassiduloidea der Ordnung Spatangoida) eine Rosette von sogenannten Phyllodien um das Peristom herum (Fig. 688). Die 5 Phyllodien, in welchen die wohlentwickelten Doppelporen dicht gedrängt liegen, sind vertieft und zwischen ihnen die 5 interradialen Marginalplatten des Peristoms hervorgewölbt. Die 5 interradialen Wülste bilden zusammen mit den 5 radialen Phyllodien eine Floscelle.

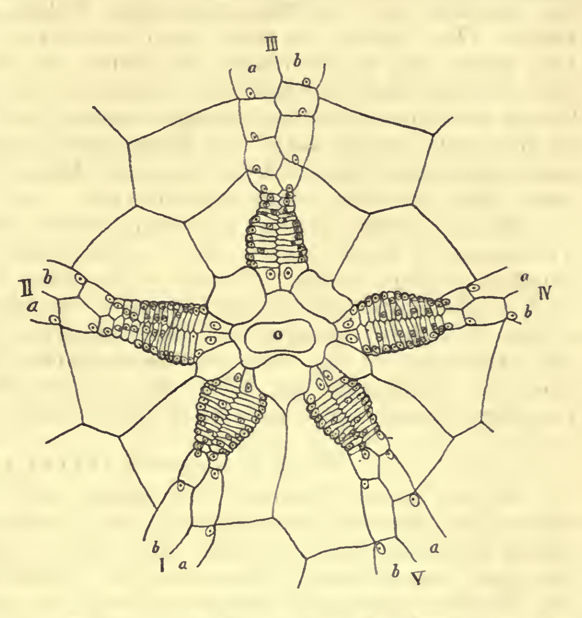


Fig. 688. Orales Perisoma, mit den 5 Phyllodien, von Cassidulus pacificus Ag., nach Lovèn.

Das vordere unpaare Ambulacrum weicht bei manchen exocyclischen Echinoideen sowohl in seiner Gestalt als auch in der Zahl, Anordnung und Form seiner Poren sehr von den 4 übrigen Ambulacren ab. Eine solche abweichende Beschaffenheit des vorderen Ambulacrums zeigt sich fast ausschliesslich in der Ordnung der Spatangoiden und hier besonders in der Cassiduloidenfamilie der Plesiospatangiden und in der Unterordnung der Spatangoidea (hier vornehmlich und in oft sehr weitgehendem Maasse in der Familie der Spatangidae).

g) Specielle Modificationen der Interradien.

Es soll hier nur auf gewisse in der Ordnung der Spatangoida vorkommende Verhältnisse hingewiesen werden.

In der Unterordnung der Spatangoidea herrscht eine bizarre Asymmetrie der beiden hinteren Interradien 1 und 4. (Vergl. Fig. 683 p. 929.) Es ist nämlich immer der rechte hintere Interradius 1 in der Nähe des Peristoms gegenüber dem unveränderten oder weniger veränderten linken so modificirt, dass zwei Platten mit einander verschmolzen sind. Diese Verschmelzung betrifft entweder die zweite und dritte Platte der Interradialplattenreihe 1 *a*, oder die beiden zweiten Platten von Reihe 1 *a* und 1 *b*, oder die zweite und dritte Platte der Reihe *b* mit der zweiten Platte der Reihe *a*. Im letzteren Falle sind auch die zweiten Platten beider Reihen des Interradius 4 mit einander verschmolzen.

Da bei den Spatangoiden das Peristom mit dem Mund auf der Oralfläche nach vorn gerückt ist, so gewinnt der hintere unpaare Interradius

in dieser Unterordnung (und auch bei den Cassiduloiden mit nach vorn verschobenem Munde) auf der Oralseite eine ansehnliche Ausdehnung. Er ist häufig etwas hervorgewölbt und wird in seinem auf der Oralseite gelegenen Bezirk als Plastron bezeichnet. Die einzige Platte, mit welcher sich der unpaare Interradius an der Begrenzung des Peristoms betheiligt, bildet bei den Formen mit vorspringender Unterlippe des queren Peristoms als halbmondförmiges Täfelchen das Labrum. (Vergl. Fig. 683 p. 929.) Auf das Labrum folgen nach hinten bei vielen Spatangoiden zwei grosse, symmetrisch angeordnete Platten (Sternum), auf welche noch zwei kleinere, aber ebenfalls ansehnliche Platten (Episternum) folgen können. Die Schale ist dann amphisternal. Bei anderen Formen aber nähert sich die Anordnung der Platten auf dem Plastron (abgesehen vom Labrum) dem gewöhnlichen Verhalten, d. h. die Platten der beiden Reihen alterniren mehr oder weniger deutlich mit einander, so dass die sie trennende mediale Naht eine Zickzacklinie bildet. Es ist dieses Verhalten gegenüber dem ersterwähnten ein älteres, ursprünglicheres. Man nennt dann die Schale meridosternal.

Bei den meisten Clypeastriden sind die Interambulacren unterbrochen, d. h. sie ziehen nicht continuirlich vom Apicalsystem zum Peristom, sondern werden vielmehr in der Nähe des Peristoms durch die breiten Platten der Ambulacren, die sich interradial berühren, verdrängt, so dass sich die 5 interradialen Marginalplatten des Peristoms isolirt, ohne Anschluss an das übrige Interambulacrum an der Begrenzung des Peristoms betheiligen (Fig. 687). Nicht selten sind die paarigen Interambulacra unterbrochen und das unpaare hintere ununterbrochen.

h) Form des Peristoms.

Bei der grossen Mehrzahl der Seeigel, bei denjenigen nämlich, bei welchen das Peristom seine centrale Lage beibehält, ist dasselbe regelmässig fünfeckig oder zehneckig oder rund, seltener oval oder schief oder ganz unregelmässig, nicht selten mit Kiemeneinschnitten. Wo aber das Peristom nach vorn verlagert ist, wie bei den Spatangoiden (Unterordnung), nimmt dasselbe eine quere, halbmondförmige Gestalt mit vertiefter vorderer Oberlippe und erhöhter hinterer Unterlippe an. Immer aber legt sich das Peristom ontogenetisch central an und ist anfänglich fünfeckig.

i) Ornamentirung.

Die Platten der Echinoidenschale besitzen auf ihrer Aussenseite in mannigfaltiger, systematisch wichtiger Weise grössere und kleinere Höcker, Körnchen etc., denen die grösseren und kleineren Stacheln und Pedicellarien aufgepflanzt sind.

Bei den Spatangoiden (Unterordnung) verlaufen in bestimmter Anordnung an der Oberfläche der Schale schmale, fein granulirte Streifen oder Bänder, welche rudimentäre Stachelchen oder Pedicellarien tragen. Sie werden als Fasciolen oder Semiten bezeichnet. Man kann folgende systematisch wichtige Formen von Fasciolen unterscheiden.

1) Die peripetalen Fasciolen umgürten die apicale Petalodienrosette.

2) Die lateralen oder marginalen Fasciolen umkreisen die Schale in der Nähe des Ambitus.

3) Die lateral-subanalen Fasciolen zweigen sich von den peripetalen ab und ziehen unter dem After hinweg.

4) Die subanalen Fasciolen bilden einen Ring unter dem After

(zwischen diesem und dem Peristom). Sie können anale Zweige abgeben, welche zu beiden Seiten des Afters emporsteigen und sich gelegentlich über dem After zu einer Analfasciole verbinden.

5) Die Fasciolae internae ziehen um den Scheitel und das vordere Ambulacrum herum.

Die Tentakeln und Platten erscheinen in den von den internen und subanalen Fasciolen umgürteten Bezirken modificirt.

Eine sehr verschiedene Ornamentirung der Echinoidenschale, welche durch Auflagerung von Kalksubstanz auf die Platten frühzeitig während der postlarvalen Entwickelung zu Stande kommt, wird als Epistroma bezeichnet.

k) Marginale Einschnitte oder Durchlöcherungen

finden sich häufig in der flachen, scheibenförmigen Schale der Scutelliden, in allen oder einigen Ambulacren und nicht selten auch im hinteren Interambulacrum. Die Schale ist anfänglich ganzrandig, bei weiterem Wachsthum prägen sich die marginalen Einbuchtungen und Einschnitte aus, die sich zu den Durchbrechungen (Lunulae) schliessen können. (Fig. 615, 616, 687.)

l) Der perignathische Apophysengürtel (Fig. 689 und 729_8).

Bei allen Echinoideen, bei denen der Mund mit 5 Zähnen bewaffnet ist, die durch einen complicirten Kieferapparat bewegt werden, d. h. bei allen Echinoideen mit Ausnahme der Spatangoiden und einigen Holectypoiden, finden sich am Peristomrand der Schale gegen das Innere desselben apicalwärts gerichtete Fortsätze, welche Muskeln und Bändern des Kauapparates zur Anheftung dienen. Diese Schalenfortsätze sind entweder bloss die nach innen umgebogenen ambulacralen oder interambulacralen Randplatten des Peristoms, oder es sind auch noch einzelne wenige der nächstfolgenden Platten zu ihrer Bildung verwendet.

Fig. 689. Die perignathischen Apophysen eines Radius und der 2 an ihn angrenzenden Interradien verschiedener Seeigel. *A* Diadematoide. Die Apophysen der Ambulacralplatten (*am*) bilden echte Aurikel (*aur*). *B* Cidaroide. Die Ambulacralplatten bilden keine Apophysen, dagegen die Interambulacralplatten. Bei *C* (ebenfalls ein Cidaroide) bilden diese Interambulacralplatten falsche Aurikel.

Man kann die Fortsätze eintheilen in solche, welche sich auf dem Peristomrand der Ambulacral- und in solche, welche sich auf dem Peristomrand der Interambulacralplattenreihen erheben.

Ich will die ersteren als Ambulacral-, die letzteren als Interambulacralapophysen bezeichnen.

Der Apophysengürtel ist geschlossen oder unterbrochen. Im ersteren Falle, der besonders für die Diadematoiden (Fig. 689 *A*) gilt, erhebt sich am Peristomrande eines jeden Ambulacralfeldes jederseits der Ambulacralnaht eine Ambulacralapophyse. Die beiden Apophysen eines und desselben Ambulacralfeldes verbinden sich meistens an ihrem freien, in das Innere der Schale vorragenden Ende mit einander, so dass sie zusammen eine Art Fenster- oder Thürbogen bilden, den man als Aurikel

bezeichnet, und durch welchen hindurch wichtige Organe (radiärer Ambulacralgefäss- und Nervenstamm etc.) ihren Verlauf nehmen. Es sind also im Ganzen 10 Ambulacralapophysen vorhanden, die sich paarweise zur Bildung von 5 Aurikeln verbinden können. Die Interambulacralapophysen ragen weniger weit in das Schaleninnere vor. Die beiden Apophysen eines und desselben Interambulacrums bilden zusammen eine dem Peristomrande entlang verlaufende Leiste, welche 2 benachbarte Aurikel mit einander verbindet, und zwar sind sie gewöhnlich mit einander und mit den Aurikeln verschmolzen.

Ein solcher geschlossener Apophysengürtel, welcher sich auf dem Peristomrand erhebt, um in das Innere der Schale vorzuragen, liesse sich etwa vergleichen einer Ringmauer, welche an 5 radiär angeordneten Stellen 5 erhöhte Bogenthore aufweisen würde. Die 5 Bogenthore wären die Aurikeln, d. h. die 5 Paar Ambulacralapophysen, die Ringmauer wäre gebildet aus den 5 Paar Interambulacralapophysen.

Bei den Cidaroiden (Fig. 689 ***B*** u. ***C***) ist der Apophysengürtel unterbrochen. Es fehlen die Ambulacralapophysen, dafür sind die Interambulacralapophysen um so stärker entwickelt und stellen ohrförmige Fortsätze dar. Die beiden Apophysen eines Interambulacrums sind an der Basis durch eine Sutur verbunden, divergiren aber an der Spitze. Indem die beiden zu Seiten eines Ambulacrums stehenden Interambulacralapophysen über dem Peristomrand zusammenneigen (ohne zu verschmelzen), können falsche Aurikel zu Stande kommen.

Auch bei einigen Holectypoiden fehlen die Ambulacralapophysen; wo sie vorhanden sind, treten sie nicht paarweise zur Bildung von Aurikeln zusammen.

Bei allen Clypeastroiden ist der Apophysengürtel unterbrochen und besteht entweder aus Ambulacral- oder aus Interambulacralapophysen.

III. Asteroidea.

Das perisomatische Skelet bildet auch hier weitaus den grössten Theil des Gesammtskeletes. Nur bei wenigen Formen bildet das Apicalsystem einen deutlich erkennbaren Theil des Skeletes, und auch die Stücke, welche vom Oralsystem geliefert werden, bilden, auch wenn wir ausser den Oralia (Odontophoren, Proximalplatten des Interbrachialsystems) noch die Terminalia als Radialia zum Oralsystem rechnen, einen äusserst kleinen Bruchtheil des ganzen Skeletes.

Das Skelet der Asteroiden zeichnet sich vor dem der meisten Echinoiden durch seine Beweglichkeit aus. Es bildet keine starre Kapsel, sondern es sind vielmehr seine Hauptstücke gelenkig unter einander verbunden und durch Muskeln gegen einander bewegbar. Die Arme können sich aufwärts und abwärts und gelegentlich bis zu einem gewissen Grade auch seitwärts (in der Horizontalebene) krümmen. Die Ambulacralfurche kann vertieft oder verflacht werden. Die Scheibe kann gelegentlich in der Richtung der Hauptaxe verkürzt, d. h. abgeplattet werden.

Wir können am perisomatischen Skelet der Seesterne drei Haupttheile unterscheiden: 1) das ambulacrale Skelet, 2) das interambulacrale Skelet und 3) das accessorische Skelet.

a) Das ambulacrale Skelet.

Bei den Seesternen zieht von der Spitze (vom freien Ende) eines jeden Armes (Strahles) eine grosse mediane Furche auf der Oralseite

(Ventralseite) bis in die Mitte (an den oralen Pol) der Scheibe, um hier im Mund auszulaufen. Im Grunde dieser Ambulacralfurche erheben sich die Ambulacralfüsschen in 2 oder 4 Längsreihen. (Fig. 620, 624, 724.) Der Boden dieser Furche wird gestützt durch die Platten des ambulacralen Skeletes, welche, Wirbeln vergleichbar, die Hauptstücke des Skeletes darstellen. Sie bilden zusammen ein langgestrecktes Dach über der unten offenen Ambulacralfurche. Machen wir einen Querschnitt durch einen Seesternarm (Fig. 690), so sehen wir, dass auf demselben das Dach der Ambulacralfurche unwandelbar von 4 Skeletstücken gebildet wird. Zwei dieser Skeletstücke, die Ambulacralstücke (*am*), setzen den grösseren Theil des Daches zusammen. Sie stehen symmetrisch zur Medianebene des Armes und sind an der Firste des Daches gelenkig mit einander verbunden. Die beiden anderen Skeletstücke, die Adambulacralstücke (*ad*), schliessen sich an die divergirenden Ränder der Ambulacralia an, sie finden sich also am Rande der Ambulacralfurche, oder mit anderen Worten, an den unteren seitlichen Rändern ihres Skeletdaches.



Fig. 690. Querschnitt durch das Armskelet von Astropecten aurantiacus (Gray), Original. Buchstabenbezeichnung s. p. 904. *sa* Stützen der Ambulacralplatten oder Supraambulacralplatten, *ad* Adambulacralplatten, *p* Paxillen, 1 Stelle des Radialkanales etc., 2 Ampulle, 3 Ambulacralfüsschen.

Die Ambulacralstücke haben im Allgemeinen die Gestalt querverlängerter Spangen, sie folgen in der Längsrichtung der Arme in 2 Reihen dicht gedrängt auf einander, in dieser Weise eben das Ambulacraldach bildend, welches die Ambulacralfurche in ihrem ganzen Verlauf von der Spitze der Arme bis zum Munde überdacht.

Bei den Euasteroiden (zu denen alle recenten Formen gehören) sind die Ambulacralplatten der beiden Reihen paarweise angeordnet, einer jeden Ambulacralplatte auf der einen Seite des Daches entspricht eine solche auf der anderen Seite. Bei den Palaeasteroiden hingegen alterniren die Ambulacralplatten, wenigstens in der Mitte der Armlänge.

Die (kleineren) Adambulacralplatten alterniren gewöhnlich in regelmässiger Weise mit den Ambulacralplatten.

Es ist hier der Ort, gleich die wichtige Thatsache hervorzuheben, dass die Ambulacralstücke der Asteroideen, verglichen mit den gleich-

namigen Skeletstücken der Echinoideen, viel tiefer gelagert sind. Bei den Echinoideen liegen sie ganz oberflächlich, und die radiären Wassergefässstämme sowie die rädiären Nerven und ausserdem noch Räume des Schizocöls finden sich auf ihrer Innenseite, während diese Organe bei den Asteroideen an ihrer Aussenseite liegen, von dem ventralwärts offenen Skeletdache überwölbt werden. Vom ganzen Ambulacralgefässsystem liegen nur die Ampullen an der inneren (der allgemeinen Leibeshöhle zugekehrten) Seite der Ambulacralplatten.

Zwischen je 2 aufeinander folgenden Ambulacralplatten findet sich eine (und nie mehr als eine) Oeffnung zum Durchtritt eines Ambulacralfüsschens. Die Zahl der Ambulacralplatten einer Reihe entspricht also immer ganz genau der Zahl der Ambulacralfüsschen auf der betreffenden Seite der Ambulacralfurche.

In typischer Lage findet sich jede Oeffnung zum Durchtritt eines Ambulacralfüsschens in der Ecke zwischen 2 Ambulacralplatten medianwärts und einer Adambulacralplatte lateralwärts. (Vergl. Fig. 691.) Bei den mit 4 Längsreihen von Ambulacralfüsschen ausgestatteten Seesternen alterniren aber diese Oeffnungen in einiger Entfernung vom Munde regelmässig derart, dass auf eine lateral gelegene Oeffnung des einen Interstitiums zwischen 2 aufeinander folgenden Ambulacralstücken eine mehr medial gelegene Oeffnung im nächstfolgenden Interstitium, auf diese wieder eine laterale im nächsten u. s. w. folgt. So bildet eine Verbindungslinie zwischen den Oeffnungen einer und derselben Seite des Ambulacrums eine Zickzacklinie, deren Winkel um so spitzer werden, je schmäler die Ambulacralplatten sind. Die Folge davon ist eben, dass die in den Ecken der Zickzacklinie stehenden Ambulacralffüsschen zweireihig, für das ganze Ambulacrum v i e r r e i h i g angeordnet erscheinen.

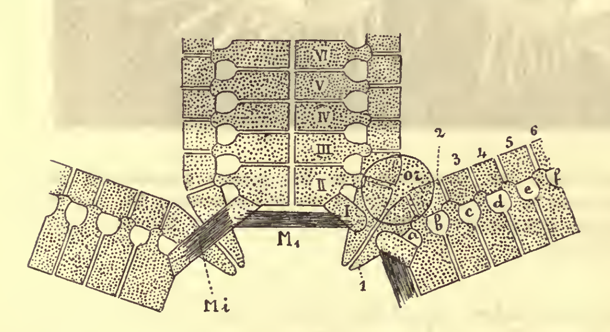


Fig. 691. Schema des Mundskeletes der Asteroiden, von der Innenseite, nach Ludwig. ***Or*** **Oralplatten (Odontophor),** M_1 **erster unterer Quermuskel der Ambulacralfurche,** ***Mi*** **der interradiale Muskel,** ***I—VI*** **erste bis sechste Ambulacralplatte, 1—6 erste bis sechste Adambulacralplatte,** ***a, b, c, d, e, f*** **Oeffnungen für die Füsschenampullen.**

Die immer im Centrum der Bauchfläche der Scheibe liegende Mundöffnung, in welcher die Ambulacralfurchen der Arme zusammenlaufen, ist von einem Kranz fester verbundener Kalkstücke umgeben, an welchen sich nach aussen unmittelbar die Ambulacral- und Adambulacralstücke anschliessen. Dieser Kranz stellt das M u n d s k e l e t der Seesterne dar. Höchst wahrscheinlich sind die einzelnen Stücke dieses Skeletes (bei einem fünfstrahligen Seeigel 30 an der Zahl, bei mehrstrahligen sechsmal die Zahl der Strahlen) nur die umgeformten und fester verbundenen Proximalstücke der Ambulacral- und Adambulacralplattenreihen, und zwar würden per Strahl oder Arm je die 2 ersten Ambulacral- und das erste Adambulacralplattenpaar (bei Ctenodiscus die 3 ersten Ambulacral- und die 2 ersten Adambulacralplattenpaare) sich am Aufbau des Mundskeletes betheiligen. Je nachdem nun die am-

bulacralen oder die adambulacralen Theile des den Mund umgebenden Skeletkranzes mehr oder weniger weit in die Mundhöhle vorragen, ist das Mundskelet ambulacral (bei vielen Cryptozonia) oder adambulacral (bei den Phanerozonia und einem Theil der Cryptozonia).

b) Das interambulacrale Skelet

nimmt den Ambitus, d. h. den ganzen Umfang des Seesternleibes zwischen der Oral- oder Bauchfläche und der Apical- oder Rückenfläche ein, wobei seine Platten sowohl auf die eine, als auf die andere dieser Flächen übergreifen können. Es bildet also das interambulacrale Skelet die Seitenwände der Arme. Die Stücke, die es zusammensetzen, heissen Marginalplatten. Diese sind in jeder Seitenwand in zwei über einander liegenden Längsreihen angeordnet. Die obere Längsreihe ist diejenige der Supramarginalplatten (Fig. 690 *sm*), die untere der Inframarginalplatten (*im*). Nur selten (z. B. bei Luidia) stimmen die Marginalplatten der Zahl und Länge nach mit den Adambulacralplatten überein. Die Marginalplatten, welche in der Ordnung der Phanerozonia gross und wohl entwickelt sind, treten in der Ordnung der Cryptozonia immer mehr zurück, werden äusserlich wenig unterscheidbar, verkümmern oder können schliesslich ganz fehlen oder nur durch mikroskopisch kleine Rudimente repräsentirt sein. Die Reihe der Inframarginalplatten kann von derjenigen der Adambulacralplatten durch einen Streifen intermediärer Plättchen getrennt sein. Ebenso kann sich zwischen die beiden Marginalplattenreihen ein Streifen intermarginaler Plättchen einschieben.

c) Das accessorische Skeletsystem.

Zu diesem rechnen wir alle jene Skeletstücke, welche in den von den ambulacralen und marginalen Systemen freigelassenen Bezirken des Körpers vorkommen können. Dieses System ist sehr verschieden ententwickelt, und es lohnt sich vergleichend-anatomisch nicht, auf dasselbe näher einzugehen. Seine Skeletstücke zeigen sehr verschiedene Gestalt, Grösse und Ornamentirung und sind sehr verschieden angeordnet, indem sie bald zerstreut sind, bald lose neben einander liegen oder dicht an einander stossen, bald einander dachziegelartig bedecken oder auch in netzförmiger Anordnung durch Anastomosen von Skeletstücken mit einander zusammenhängen.

Nicht selten reducirt sich das gesammte accessorische System oder Theile desselben. Häufig ist es von einer ansehnlichen Lage von Integument überzogen, äusserlich schwer unterscheidbar. Seine Skeletstücke können sehr klein, ja mikroskopisch klein werden, selten ganz fehlen.

Wir können 3 Unterabtheilungen des accessorischen Skeletsystems unterscheiden.

1) Das dorsale abactinale oder apicale accessorische System besteht aus den im Rückenintegument der Scheibe und der Arme entwickelten Skeletstücken, wo solche vorhanden sind. Wir haben oben gesehen, dass das Apicalsystem bei den Seesternen nur selten sich in kenntlicher Weise am Aufbau des dorsalen Skeletes betheiligt. Immerhin sei auf die Formen mit unterscheidbarem Apicalsystem hingewiesen, besonders auf solche, bei welchen, wie z. B. bei Cnemidaster, die grossen und deutlichen Tafeln des Apicalsystems fast den ganzen dorsalen Panzer der Scheibe bilden.

2) Das ambitale accessorische System besteht aus jenen schon oben erwähnten intermarginalen Stücken, die sich gelegentlich zwischen die Supra- und die Inframarginalplattenreihen einschieben.

3) Das ventrale, actinale oder orale System besteht aus jenen ebenfalls schon erwähnten intermediären Stücken, welche zwischen den Inframarginal- und den Adambulacralplatten liegen. Am ansehnlichsten ist es bei solchen Formen entwickelt, bei denen die Scheibe auf Kosten der Arme an Grösse zunimmt, d. h. bei solchen, bei welchen der sternförmige Umriss dem fünfeckigen sich nähert. Es occupiren dann die ventralen accessorischen Stücke je einen mehr oder weniger grossen dreieckigen Bezirk zwischen zwei benachbarten Ambulacralfurchen auf der Unterseite der Scheibe.

Schliesslich mögen noch 2 weitere Skeletsysteme erwähnt werden, welche gelegentlich im Körper der Asteroiden vorkommen.

Bei einer gewissen Anzahl von Seesternen steht jede Ambulacralplatte durch ein Skeletstück oder seltener durch eine Reihe von 2—3 fest mit einander verbundenen Stücken durch die Leibeshöhle hindurch mit einer Marginalplatte der betreffenden Seite oder mit einem lateral gelegenen accessorischen Stück in Verbindung. Diese einfachen oder zusammengesetzten Skeletstücke, welche auf die Arme beschränkt sind, und welche hier der Zahl nach den Ambulacralstücken entsprechen, heissen Stützen der Ambulacralstücke oder Supraambulacralstücke. (Fig. 690 *sa.*)

Ein weiteres System von Skeletstücken, welches besonders bei Seesternen mit ansehnlicher Scheibe vorkommt, aber vielen Formen ganz fehlt, heisst Interbrachialsystem. Es setzt in vollständiger oder unvollständiger Weise im Inneren der Scheibe die Trennung der Arme fort. Es besteht nämlich entweder aus interbrachial gelagerten Mauern, welche vom oralen zum actinalen Skelet ziehen, oder aus interbrachial gelagerten Ketten von Skeletstücken, welche senkrecht zum Mundskelet heruntersteigen. Immer aber tritt ein proximales Stück dieses Interbrachialsystems in jedem Interradius in nähere Beziehung zum Mundskelet. Diese Stücke sind die Oralia, von denen schon im Abschnitt über das Oralsystem gesprochen wurde.

Am freien Ende eines jeden Seesternes findet sich ein einziges, medianes Skeletstück, welches bald von ansehnlicher Grösse und deutlich wahrnehmbar, bald klein und wenig auffallend ist und an seiner Unterseite ein Sehorgan trägt. Diese Stücke heissen Ocellarplatten oder Terminalia, Nach neueren Untersuchungen entwickeln sie sich sehr frühzeitig (wie es scheint, von allen Skeletstücken zuerst) über der linken Cölomblase. Sie würden also dem oralen Plattensystem angehören und vielleicht in diesem System die Radialia des Apicalsystems vertreten.

Bei der Entwickelung der Seesterne ist der Bildungsherd der neu auftretenden Platten des perisomatischen Systems unmittelbar proximalwärts von der Ocellarplatte des Armes. Hier treten immer neue Platten zwischen den zuletzt gebildeten und der Ocellarplatte auf, welche letztere immer am freien Ende des Armes verharrt.

---

d) Vergleich des perisomatischen Skeletes der Asteroideen und Echinoideen.

Die Ocellarplatten (Terminalia) der Asteroideen zeigen zu den neu auftretenden Platten des perisomatischen Skeletes ganz ähnliche Beziehungen wie die als Radialplatten des Apicalsystems betrachteten Skeletstücke der Seeigel (die auch als Ocellarplatten bezeichnet werden), speciell zu den Ambulacralplatten. Da für die Radialplatten der Seeigel der Nachweis nicht geleistet ist, dass sie über der rechten Cölomblase entstehen, so wäre es immerhin möglich, dass sie, obschon hoch am Apex gelegen, doch genetisch zum Oralsystem gehören und den Terminalia der Seesterne entsprechen. Die Radialia wären dann im Apicalsystem der Seeigel nicht repräsentirt.

Wir hätten uns bei einer Vergleichung des Seeigel- und Seesternskeletes vorzustellen, dass bei dem ersteren die Ambulacren über den Ambitus herum bis zum Apex hinauf verlängert seien, dass bei ihnen ferner durch Verkürzung der Arme und Verlängerung der Hauptaxe der Seesternkörper die Gestalt einer fünfseitigen Pyramide angenommen habe, und dass die gesammten durch das accessorische Skelet der Seesterne eingenommenen Bezirke auf 0 reducirt seien. Es würden dann die Marginalplatten des Seesterns den Interambulacralplatten des Seeigels und die Adambulacralplatten des ersteren den Ambulacralplatten des letzteren entsprechen. Einem Vergleich der Ambulacralplatten der Seeigel mit den gleichnamigen Platten der Seesterne steht ihre verschiedene Lage (oberflächliche epiambulacrale und epineurale Lage bei den ersteren und tiefe subambulacrale und subneurale Lage der letzteren) entgegen. Die Ambulacralplatten der Seesterne wären also im Seeigelskelet nicht repräsentirt.

IV. Ophiuroidea.

a) Skelet der Arme.

Das Armskelet der Ophiuroideen besteht typisch aus 6 Längsreihen von Skeletplatten, nämlich aus einer dorsalen Reihe, aus einer ventralen Reihe, aus zwei Seitenreihen und aus einer Doppelreihe innerer, in der Axe der Arme liegender Stücke. Dieses Skeletsystem erweist sich als in ganz regelmässiger Weise gegliedert oder segmentirt, indem je ein dorsales Stück, ein ventrales Stück, ein axiales Doppelstück und zwei Seitenstücke ein Skeletsegment zusammensetzen. (Fig. 692.)

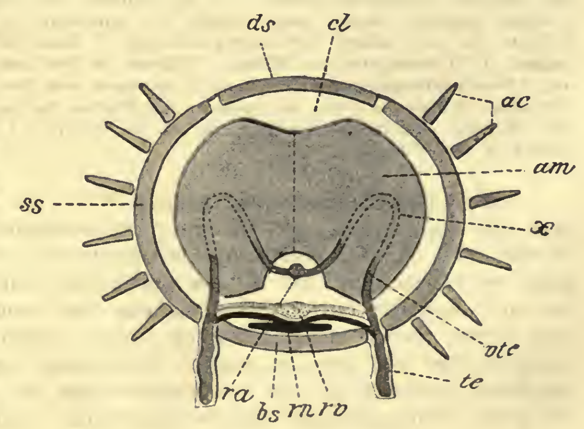


Fig. 692. Querschnitt durch den Arm eines Ophiuriden, nach Ludwig. Schema. *ss* Seitenschilder, *ds* Rückenschilder, *cl* Armhöhle (Cölom), *ac* Stacheln, *am* Ambulacralstücke (Wirbel), *x* den Wirbel durchsetzender Theil des Fühlerkanals, *vte* Fühlerkanal des Radialgefässes *ra* des Wassergefässsystems, *te* Fühler (Tentakel), *rv* radiäres Pseudohämalgefäss, *rn* radiärer Nervenstrang, *bs* Bauchschild.

Die dorsalen Stücke heissen Rückenschilder, die ventralen Bauchschilder, die lateralen Seitenschilder. Alle diese Stücke liegen oberflächlich und bilden zusammen für jeden Arm ein gegliedertes Rohr, welches die Gestalt des Armes bestimmt. Die Seitenschilder tragen meist Stacheln, und zwar kommen gewöhnlich auf ein Seitenschild vier übereinander liegende Stacheln, so dass jede Längsreihe von Seitenschildern mit vier Längsreihen von Stacheln bewaffnet ist. Die Ambulacralfüsschen treten in segmentalen Abständen aus Oeffnungen hervor, welche jederseits zwischen den Bauchschildern und den dazu gehörigen Seitenschildern gelegen sind. (Vergl. Fig. 626.) Am Rande dieser Oeffnungen finden sich kleinere Stacheln oder Schuppen.

Fig. 693.

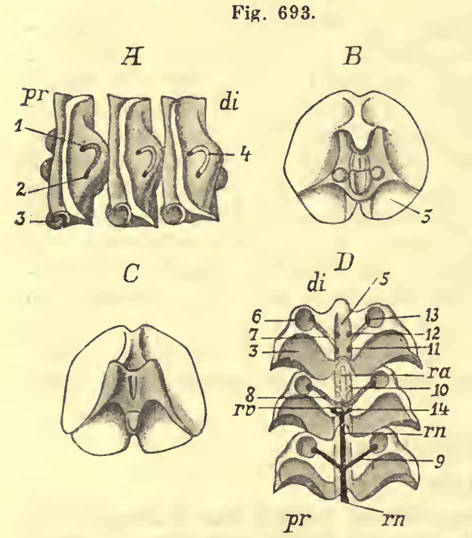


Fig. 694.

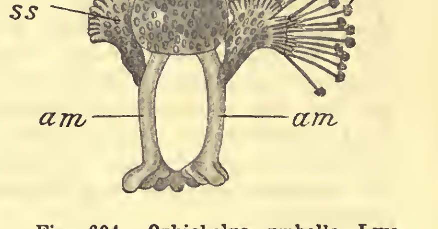


Fig. 694. Ophiohelus umbella Lym. Ein macerirtes Armglied nahe der Spitze des Armes, von der Rückenseite. Nach Lyman. *ds* Dorsalschild, *ss* Seitenschild, *am* Ambulacralstücke, *apa* Hakenstacheln.

Fig. 693. Wirbel (Ambulacralstücke) von Ophioarachna incrassata, nach Ludwig. Zur Demonstration der Gelenkhöcker, Gelenkgruben etc. ***A*** 3 Wirbel von der Seite; ***B*** Wirbel von der proximalen (adoralen) und ***C*** von der distalen (aboralen) Seite; ***D*** 3 Wirbel von der Bauchseite. *pr* proximal, *di* distal, *ra* radiärer Wassergefässstamm, *rn* radiärer Nervenstamm, *rv* radiärer Pseudohämalkanal; 1 Austritts-, 2 Wiedereintrittsstelle des Füsschenastes des radiären Wassergefässstammes aus der Substanz des Wirbels an seiner distalen Seite, 4 Rinne zwischen diesen beiden Stellen, zur Aufnahme der Schlinge des Füsschenastes, 3 Grube für den unteren Zwischenwirbelmuskel, 5 Rinne für den radiären Wassergefässstamm, 6 Füsschengrube des Wirbels, 7 Rinne für den zum Füsschen gehenden Nervenast, 8 Pseudohämalgefäss zum Füsschen, 9 Nervenast zum Füsschen, 10 Wassergefässast zum Füsschen, welcher bei 12 in die Substanz des Wirbels ein- und bei 13 wieder aus- und in das Füsschen eintritt, 11 Eintrittsstelle des Nervenastes 14 zum oberen Zwischenwirbelmuskel in den Wirbel.

Die axialen Doppelstücke heissen Wirbel. Diese Bezeichnung ist eine sehr zutreffende, da sie eine ganz ähnliche Rolle spielen, wie die Wirbel des Axenskeletes der Wirbelthiere. In der grossen Mehrzahl der Fälle sind die beiden seitlichen Stücke eines Wirbels derart mit einander in der Medianebene des Armes verschmolzen, dass sich keine Sutur mehr erkennen lässt. Doch legen sich die Wirbel ontogenetisch aus zwei anfänglich vollständig von einander gesonderten seitlichen Stücken an, die erst nachträglich mit einander verschmelzen. Es giebt ferner gewisse Tiefsee-Ophiuriden (Ophiohelus, Fig. 694), bei

denen jeder Armwirbel noch beim erwachsenen Thiere aus zwei gesonderten, gelenkig mit einander verbundenen, schlanken Stücken besteht.

Die Wirbel füllen das von den Rücken-, Bauch- und Seitenschildern hergestellte Skeletrohr zum grössten Theil aus. Zwischen Wirbel und Skeletrohr finden sich am trockenen Skelet nur unansehnliche Spalträume, welche namentlich Fortsetzungen der Leibeshöhle der Scheibe (dorsalwärts), ferner (ventralwärts) den radiären Wassergefässstamm, den radiären Nervenstrang, den Epineuralkanal und das Pseudohämalgefäss enthalten. Die Seitenzweige des Radiärgefässes des Wassergefässsystems durchsetzen jederseits, bevor sie in die Füsschen hineintreten, die Substanz des Wirbels des betreffenden Segmentes und zwar näher dem distalen Ende des Wirbels als dem proximalen. — Die auf einander folgenden Wirbel des Armes sind gelenkig an einander gereiht und mit einander durch vier Zwischenwirbelmuskeln verbunden. Durch Contraction der zwei oberen Zwischenwirbelmuskeln geschieht die Aufwärtskrümmung, durch Contraction der beiden unteren die Abwärtskrümmung der Arme. Die horizontale (seitliche) Bewegung geschieht durch Contraction der oberen und unteren Muskeln einer und derselben Armseite. Die verticale Bewegung der Arme ist bei den Ophiuriden s. str. eine sehr wenig ausgiebige, während bei den Euryaliden die Arme mundwärts stark eingerollt werden können. (Vergl. Fig. 627.)

Neben den Rückenschildern können noch accessorische Plättchen vorkommen. — Das oberflächliche Armskelet ist bei den Astrophytiden (Euryaliden) und den Ophiomyxiden sehr ruducirt, und die Arme dieser Thiere sind von einer weichen Haut überzogen, in welcher nur unansehnliche Skeletstückchen vorkommen. Bei anderen Formen ist das Armskelet derart von einer Haut (oft mit eingelagerten kleinen Skeletstückchen) überzogen, dass dasselbe äusserlich nicht oder nur theilweise sichtbar ist.

Am distalen Ende eines jeden Ophiuridenarmes findet sich, wie bei den Asteroideen, ein unpaares, medianes Terminalstück, welches in Form eines kurzen Skeletringes das äusserste Ende des radiären Wassergefässstammes (den Endtentakel) umgiebt. Da bei den Asteroideen die Terminalplatte den Endtentakel in einer Rinne an ihrer Ventralseite aufnimmt, so ist die Thatsache von Bedeutung, dass „auch das Terminalstück der Ophiuroideen anfänglich eine unten offene Rinne bildet und sich erst später zu einem Ringe schliesst“.

Zu dem sich entwickelnden Armskelet verhält sich das Terminalstück bei den Ophiuroideen genau so, wie bei den Asteroideen. Das älteste Skeletsegment ist das am meisten proximalwärts (oralwärts) liegende, und alle distalwärts auf einander folgenden sind successive jünger. Die Stücke, welche die neu auftretenden Skeletsegmente zusammensetzen, treten immer am Ende der Arme an der proximalen Seite des Terminalstückes auf, welches so immer an der äussersten Spitze des Armes zurückbleibt.

Wenn wir die paarige Anlage der Wirbelstücke und die Lagebeziehungen der Skeletplatten zum Wassergefässsystem berücksichtigen, so gelangen wir zur Aufstellung folgender Homologien zwischen dem Armskelet der Ophiuroideen und Asteroideen.

Ophiuroideen.	Asteroideen.
Die beiden seitlichen Hälften der Wirbel	Ambulacralplatten
Seitenschilder	Adambulacralplatten
Bauchschilder	nicht repräsentirt.

b) Das Mundskelet.

Wie bei den Asteroideen, so lassen sich auch bei den Ophiuroideen die wichtigsten und constantesten Stücke des Mundskeletes als besonders gestaltete proximale Stücke des Armskeletes betrachten. Die am besten begründete Ansicht über die morphologische Dignität des Mundskeletes ist die, dass es wesentlich aus den Ambulacralstücken (Wirbelhälften), Adambulacralstücken (Seitenschildern) und Bauchschildern des ersten und zweiten proximalen Skeletsegmentes der Arme bestehe.

Betrachten wir die Mundgegend irgend eines Ophiuroideen von aussen, d. h. von der freien oralen Oberfläche der Scheibe, oder auch nach Entfernung der apicalen Scheibendecke und der Eingeweide von innen, so sehen wir den Mund in der Mitte der Scheibe als eine rosetten- oder sternförmige Oeffnung. Die radial um das Centrum gelagerten Spalten heissen Mundwinkel. Zwischen ihnen liegen die dreieckigen Mundecken Fig. 626, 695). Fünf Paar ansehnliche Skeletstücke bilden den Rahmen, welcher den Mundstern einfasst, es sind die Mundeckstücke (Fig. 695). An dem gegen das Centrum der Mundöffnung vorspringenden interradialen Winkel einer jeden Mundecke stossen zwei benachbarte Mundeckstücke zusammen. Jedes Mundeckstück besitzt an einer dem Mundwinkel zuge-

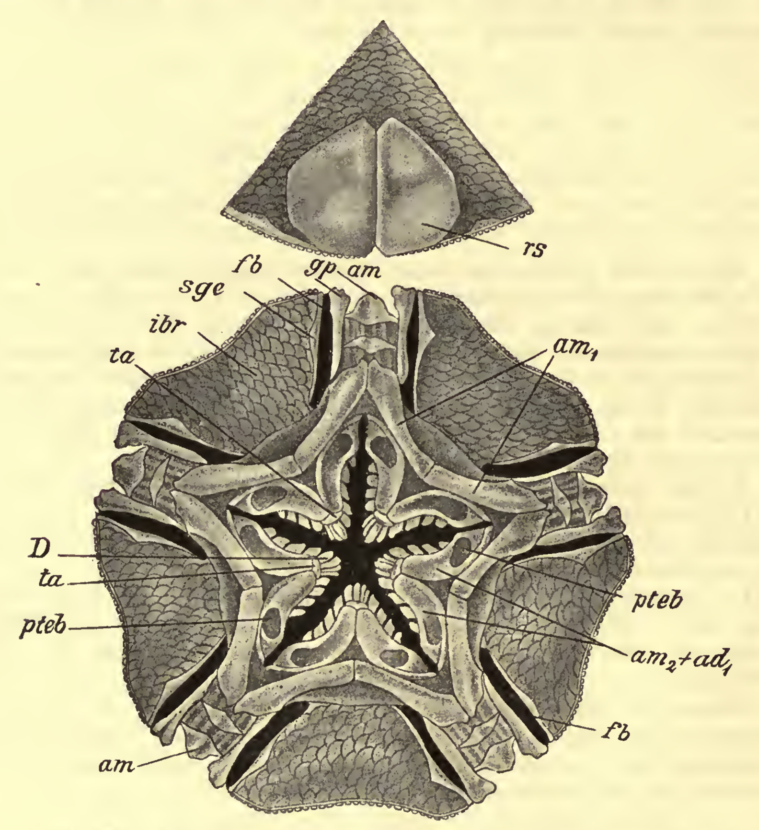


Fig. 695. **Mundskelet von Ophiopyren longispinus** Lym. von innen; oben ein interradialer Bezirk der Scheibendecke. *rs* Radialschilder, am Wirbel, am_1 Peristomalplatten, *pteb* Gruben für die Mundtentakel, am_2+ad_1 Mundeckstücke, *fb* Bursalspalten, *ta* Torus angularis, *D* Zähne, *ibr* Interbrachialbezirk, *sge* Bursalschuppe, *gp* Bursalspange. Nach Lyman.

kehrten Seite zwei Gruben zur Aufnahme der beiden ersten in den Mundwinkel hineingerückten Ambulacralfüsschen, die als *Mundfüsschen* bezeichnet werden. Ausserdem sind in die dorsale (der Leibeshöhle zugekehrte) Seite des Kranzes von Mundeckstücken oft zwei ringförmige Furchen oder Rinnen eingeschnitten, von denen die eine den *Nerven-*, die andere den *Wassergefässring* aufnimmt.

Bei *Astrophyton* ist ein Theil des Wassergefässringes ganz in die Mundeckstücke eingeschlossen.

Bei genauerer Betrachtung ergiebt es sich, dass jedes Mundeckstück aus zwei verschmolzenen Stücken besteht, einem *proximalen*, gegen das Centrum des Mundes gerichteten Stück, welches, mit einem der gleichen Mundecke angehörenden Partner interradial verschmolzen, den in die Mundhöhle vorspringenden Winkel der Mundecke bildet, und einem *distalen* Stück, welches mit seinem auf der gegenüberliegenden Seite des Mundwinkels liegenden Partner distalwärts zusammenstösst. Die zuerst erwähnten Stücke werden als die *Adambulacralstücke* des *ersten* zum Aufbau des Mundskeletes verwendeten Skeletsegmentes betrachtet. Die in zweiter Linie erwähnten sind als die *Ambulacralstücke* des zweiten Skeletsegmentes aufzufassen. Sie sind es, welche die Furchen für den Nerven- und den Wassergefässring, sowie die Gruben für die Mundfüsschen (2 für jedes Stück) aufweisen. Die distalen Theile von je zwei einen Mundwinkel einfassenden Mundeckstücken würden also den nicht verschmolzenen Seitenhälften eines Armwirbels entsprechen.

Bei der Betrachtung der Unterseite (Oralseite) einer Ophiuroidenscheibe (Fig. 626) erkennt man leicht die interradial gelagerten, meist ansehnlichen *Mundschilder*, die als zum Oralsystem gehörend schon besprochen worden sind. Zu Seiten eines jeden Mundschildes, zwischen diesem und den benachbarten Mundeckstücken liegen zwei Skeletstücke, die als *Seitenmundschilder* bezeichnet werden. Dass diese Stücke in eine Reihe mit den Adambulacralstücken (Seitenschildern) der Arme gehören, lässt sich gewöhnlich sehr leicht erkennen. *Sie sind die Adambulacralstücke des zweiten* am Aufbau des Mundskeletes betheiligten Skeletsegmentes. Das dritte Paar Adambulacralstücke ist dann das erste zum Arm gehörende Paar Seitenschilder.

Betrachten wir wiederum das Mundskelet von der dorsalen oder apicalen Seite (Fig. 695), so sehen wir, dass den 10 Mundeckstücken 10 weitere Skeletstücke aufgelagert sind, welche gewöhnlich die Wassergefäss- und die Nervenfurche in verschiedener Ausdehnung überdecken. Die *Peristomalplatten* liegen also den Mundeckplatten an ihrer inneren, der Leibeshöhle zugekehrten Seite auf. Immer stossen zwei zu benachbarten Radien gehörende Peristomalplatten interradial zusammen und können hier mit einander zu einem einzigen Stück verschmelzen. Die zu einem und demselben Radius gehörenden beiden Peristomalstücke können radial ebenfalls zusammenstossen (dann bilden alle 10 Stücke einen geschlossenen Kranz), oder ihre radialen Enden bleiben mehr oder weniger weit von einander entfernt. Bisweilen kommen accessorische Peristomalplatten vor und bisweilen fehlen sie gänzlich. Die *Peristomalplatten werden als die Ambulacralstücke (Wirbelhälften) des ersten Mundskeletsegmentes betrachtet*, eine Auffassung, die vornehmlich aus dem Grunde nicht sicher begründet erscheint, weil sie in keinerlei Beziehung zu Mundfüsschen stehen. Die beiden Paar Mundfüsschen eines Radius des Mundskeletes gehören ja,

wie schon erwähnt, alle beide den zwei Mundeckstücken des betreffenden Radius an.

Radial am äussersten Ende eines jeden Mundwinkels lässt sich schon bei der Betrachtung von aussen bei sehr vielen, ja den meisten Ophiuroideen eine Platte erkennen, welche auch an der Begrenzung-der Mundhöhle theilnimmt (Fig. 626_8). Diese Platte lässt sich sofort als das am meisten proximalwärts liegende Stück aus der Reihe der Bauchschilder erkennen. Es ist das Bauchschild des zweiten Skeletsegmentes des Mundskeletes. Die zugehörigen Seitenschilder sind die Seitenmundschilder.

An dieses zweite Bauchschild des Mundskeletes reiht sich dorsalwärts im Mundwinkel noch eine zweite, in ihrer Grösse und Form sehr variable, wohl auch mitunter fehlende Platte an, welche als das Bauchschild des ersten Mundskeletsegmentes zu betrachten ist.

Die folgende Tabelle erläutert die hier vorgetragene Auffassung des Mundskeletes, nach welcher dasselbe aus modificirten Stücken der zwei ersten Skeletsegmente der Radien (Arme) besteht.

Skeletsegment des Armes	2. (distales) Segment des Mundskeletes	1. (proximales) Segment des Mundskeletes
Die zwei Wirbelhälften (Ambulacralstücke) (Fig. 692 u. 695 *am*)	Der distale Theil von je zwei zu einem Radius gehörenden Mundeckstücken (Fig. 695 $am_2 + ad_1$)	Die zwei Peristomalplatten eines Radius (Fig. 695 am_1)
Die zwei Seitenschilder (Adambulacralstücke) (Fig. 692 *ss*, 626_4)	Die zwei Seitenmundschilder eines Radius (Fig. 626_5)	Der proximale Theil der beiden zu einem Radius gehörenden Mundeckstücke (Fig. 695 $am_2 + ad_1$)
Das Bauchschild (Fig. 621_1 u. 692 *bs*)	Aeusserlich sichtbares Bauchschild eines jeden Radius des Mundskeletes (Fig. 626_8)	Inneres Bauchschild des Mundskeletes

Accessorische Theile des Mundskeletes.

Jeder Mundecke (der Stelle, wo zwei benachbarte Mundeckstücke interradial zusammenstossen) sitzt auf der der Mundhöhle zugekehrten Seite eine senkrechte Reihe von kleinen Skeletstückchen auf, die mit einander verschmelzen können und zusammen den Torus angularis (Fig. 695 *ta*) bilden. Dieser trägt die in die Mundhöhle vorragenden Zähne (*D*). Die Mundeckstücke selbst tragen an ihrem äusserlich (von der Ventralseite) sichtbaren Rande kleine stachelförmige Skeletstücke. Von diesen heissen jene, welche in die schlitzförmigen Mundwinkel vorragen, Mundpapillen, die anderen, welche den Mundecken aufsitzen und der Axe der Mundhöhle zugekehrt sind, Zahnpapillen. Auf die Zahnpapillen würde also dorsalwärts (apicalwärts) in jeder Mundecke die senkrechte Reihe der Zähne folgen.

Accessorische Skeletstücke der Scheibe.

Unterseite. Diejenigen schon besprochenen Skeletstücke, welche auf der Unterseite der Scheibe zu Tage treten und welche entweder dem

Oralsystem (Mundschilder) oder dem Mundskelet angehören (Mundeckstücke, Seitenmundschilder, Basalschilder), bilden fast nie den ganzen ventralen Panzer der Scheibe. Vielmehr lassen sie zwischen den Wurzeln der Arme (interbrachial oder interradial) je einen (häufig dreieckigen) Bezirk frei (Fig. 626, 695 *ibr*), welcher bald von kleineren oder grösseren, zahlreichen oder spärlichen, sich häufig dachziegelförmig bedeckenden Täfelchen bepflastert ist, bald nur aus weichem Integument mit kleinen eingestreuten Skeletkörnchen besteht. Diese interbrachialen Scheibenbezirke können mit kürzeren oder längeren Stacheln bewaffnet sein.

An der Wurzel eines jeden Armes liegt jederseits im Bezirk der Scheibe auf der Bauchseite eine Spalte oder zwei Spalten, im letzteren Falle eine proximale und eine distale. Diese Bursalspalten (Fig. 626, 627, 695) führen in die später zu besprechenden Bursae. Der dem Arme zugekehrte (adradiale) Rand einer jeden solchen Bursalspalte wird gewöhnlich von einer einzigen Skeletspange, der Bursalspange, gestützt, während der interbrachiale Rand mit einer Schuppenreihe getäfelt ist, welche sich direct in die Täfelung des benachbarten Interbrachialbezirkes fortsetzt.

Oberseite (Apicalseite) der Scheibe. Es ist schon bei Besprechung des Apicalsystems hervorgehoben worden, dass dieses System, möge es complet oder incomplet sein, bei manchen Ophiuroideen noch im erwachsenen Zustande den grössten oder doch einen ansehnlichen Theil des Rückenpanzers der Scheibe bildet. In den von den Platten des Apicalsystems frei gelassenen Bezirken können nun Platten des perisomatischen Skeletes die Bepanzerung ergänzen. Diese Platten sind von sehr verschiedener Grösse, Form, Zahl und Anordnung, und nicht selten, besonders dann, wenn auch das Apicalsystem nicht aus grösseren, deutlichen Platten besteht, ist das Integument des Scheibenrückens weich und nur mit eingestreuten kleinen, bisweilen mikroskopischen Skeletstücken ausgestattet.

Am constantesten (constanter als irgend ein Plattenring des Apicalsystems) treten 10 grössere perisomatische Tafeln auf, von denen je ein Paar in der Nähe der Armbasis liegt. Sie heissen Radialschilder (Fig. 625 u. 695 *rs*) und werden auch dann häufig nicht vermisst, wenn der übrige Scheibenrücken der Bepanzerung mit grösseren Skeletplatten entbehrt. Bisweilen reichen die Radialschilder, vom weichen Integument überzogen, von der Basis der Arme bis gegen das Centrum der Scheibe und verrathen ihre Existenz dann auch äusserlich dadurch, dass sie 5 Paar eine zierliche Rosette bildender strahlenförmig angeordneter Wülste hervorrufen.

V. Crinoidea.

(Vergl. das Apical- und Oralsystem dieser Abtheilung p. 915 u. p. 920.)

Das perisomatische Skelet der Crinoiden besteht aus:

1) dem perisomatischen Skelet des Kelches,
2) dem Skelet der Arme und Pinnulae,
3) dem Skelet des Stieles.

a) Das perisomatische Skelet des Kelches.

Zu diesem rechnen wir alle Skeletstücke des Kelches, die weder dem apicalen System (Centrale, Infrabasalia, Basalia und Radialia) noch dem oralen System (Oralia) angehören.

Bei der jungen gestielten Larve von Antedon weist das Kelch-

skelet keine perisomatischen Stücke auf; es besteht ausschliesslich aus den typischen Platten des Oral- und Apicalsystems (Fig. 651).

Auf einem solchen Stadium verharrt zeitlebens nur der Typus der Inadunata Larviformia: die Gattung Haplocrinus (Fig. 628).

Bei allen übrigen lebenden und ausgestorbenen Crinoiden ist ein perisomatisches Skelet, freilich in ausserordentlich verschiedener Ausdehnung, entwickelt.

Dieses kann aus sehr verschiedenen Systemen bestehen und kommt sowohl in der Apicalkapsel als in der Kelchdecke zur Ausbildung.

a) Ein oder mehrere bis viele Skeletstücke können sich ausschliesslich im hinteren oder analen Interradius, vorwiegend in der Apicalkapsel, den Anus stützend oder begrenzend, auftreten. Diese Analia, die den hinteren Interradius charakterisiren, stören den regelmässig strahligen Bau des Kelches in mehr oder weniger auffälliger Weise.

b) In allen 5 Interradien können ein bis viele Stücke auftreten und zwar sowohl in der Apicalkapsel als in der Kelchdecke. Sie heissen Interradialia, in der Kelchdecke entwickeln sie sich in der zwischen den Oralia und dem Kelchrand gelegenen Zone und gehören dem interambulacralen Plattensystem an. Gewöhnlich werden nur die Interradialia der Apicalkapsel als solche bezeichnet, obschon sie sich nicht selten zwischen der Basis der Arme hindurch ohne scharfe Grenze in das interradiale Plattensystem der Kelchdecke fortsetzen.

c) Die Arme können an ihrer Basis eine grössere oder geringere Strecke weit (bis zu ihrer ersten, zweiten etc. Theilung) in den Kelch aufgenommen werden, und es werden dann die in den Kelch aufgenommenen Skeletglieder der Arme (Brachialia) zu Perisomplatten der Apicalkapsel, die als fixirte Costalia (Radialia 2, 3 etc.), Distichalia, Palmaria etc. bezeichnet werden. (Ueber die Bedeutung dieser Bezeichnungen siehe unten den Abschnitt über das Armskelet.)

d) Wie zwischen den 5 Radialia und den fixirten Costalia der fünf Radien in der Apicalkapsel Interradialia auftreten können, so können auch die in den Kelch einbezogenen Armzweige durch Interbrachialia verbunden sein. Die zwischen den Zweigen erster Ordnung gelegenen heissen dann Interdistichalia, die zwischen den Zweigen zweiter Ordnung (nach der zweiten Gabelung) Interpalmaria u. s. w.

Wo vom Rande des Kelches mehr als 5 freie Arme entspringen, d. h. wo die Arme resp. ihre Zweige eine verschieden grosse Strecke weit in den Kelch einbezogen erscheinen, theilen sich die auf der Kelchdecke vom Munde an die Peripherie verlaufenden Nahrungsfurchen dichotomisch derart, dass an die Basis der Arme so viel Furchen herantreten, als freie Arme vorhanden sind. Die zwischen den Zweigfurchen der primären 5 radialen Nahrungsfurchen gelegenen Bezirke sind meist ebenfalls mit Interambulacralplättchen gepflastert.

e) Die auf der Kelchdecke vom Munde zu der Basis der Arme verlaufenden Nahrungsfurchen zeigen sehr häufig ein eigenes Skelet, das sich auch auf die Ambulacralfurchen der Arme und ihrer Zweige fortsetzen kann. Dieses Ambulacralskelet kann aus Seitenplättchen (welche die Furchen seitlich einfassen) oder aus Deck-

plättchen (welche die Furchen bedecken und sie in bedeckte Gänge oder Tunnel umwandeln) oder aus beiden Arten von Täfelchen bestehen. Auch Subambulacralplatten können vorkommen.

Specielles über das perisomatische Kelchskelet der Crinoiden.

Inadunata Larviformia. Bei Haplocrinus existirt überhaupt kein perisomatisches Kelchskelet. Der Kelch besteht ausschliesslich aus den Platten des apicalen und oralen Systems (5 Basalia, 5 Radialia, davon 3 quergetheilt, und 5 Oralia).

Das erste perisomatische Skeletstück des Kelches tritt bei verwandten Inadunata Larviformia als ein auf dem hinteren Basale ruhendes, interradial in den Radialkranz eingelagertes Stück auf, welches als Anale bezeichnet wird.

Als Typus der Inadunata Fistulata wählen wir zunächst Cyathocrinus. In der Apicalkapsel tritt nur ein perisomatisches Stück auf, das auf dem hinteren Basale ruhend sich zwischen die beiden hinteren Radialia einschiebt (Fig. 670, p. 915). Es ist also die Apicalkapsel derjenigen der Larviformia ganz ähnlich. Die Kelchdecke hingegen tritt uns in einem völlig veränderten Zustande entgegen, der übrigens bei den verschiedenen Arten, ja bei verschiedenen Individuen einer und derselben Art beträchtlich variiren kann. Die Oralia nehmen jetzt nicht mehr die ganze Kelchdecke in Anspruch, sondern finden sich vielmehr in deren Centrum als 5 unregelmässige, bald deutliche, bald undeutliche, theilweise resorbirte Platten, von denen die hintere die grösste ist. Oft sind sie durch unregelmässig angeordnete Perisomplättchen ersetzt. Immer liegt der Mund unter ihnen verborgen. Von den Oralia laufen die 5 Ambulacralfurchen auf der Kelchdecke an die Basis der 5 vielfach getheilten Arme. Eine jede Ambulacralfurche ist von zwei oder vier Reihen alternirender Deckplättchen bedeckt resp. eingefasst. Entfernt man diese Plättchen mitsammt den Oralia, so tritt darunter ein Kranz von 5 interradial gelagerten Platten zu Tage, die da, wo sie seitlich an einander grenzen, den Boden der Ambulacralfurchen bilden, also subambulacral gelagert sind. Bisweilen treten sie eine Strecke weit zwischen den Deckstücken der Ambulacren frei zu Tage, bisweilen aber sind sie auch hier von mehr oder weniger zahlreichen interambulacralen Deckstückchen bedeckt.

Was aber der Kelchdecke von Cyathocrinus und der verwandten Fistulata ihr charakteristisches Gepräge verleiht, das ist der Umstand, dass das hintere oder anale Interradialfeld stark ausgebuchtet oder vorgewölbt ist zur Bildung eines bald cylindrischen, bald keulen-, bald blasenförmigen Ventral- oder Analsackes (Fig. 696). Dieser Analsack enthielt ausser dem Enddarm jedenfalls einen grossen Theil der Leibeshöhle. Er ist von zahlreichen Platten getäfelt, die in senkrechten Reihen stehen. Die Platten benachbarter Reihen sind alternirend angeordnet und an ihrem Rande durchbohrt. Der After liegt nahe der Spitze des Analsackes an dessen Vorderseite und ist häufig von besonderen Platten umschlossen. Der Analsack kann solche Dimensionen annehmen, dass er so hoch wird wie die Arme, ja er kann dieselben noch überragen. Den ersten Anfang zur Bildung eines solchen Analsackes treffen wir bei Hybocrinus, indem hier der hintere interradiale Bezirk der Kelchdecke schon etwas, aber noch wenig, vorgewölbt ist.

Die bis jetzt erwähnten Inadunata sind paläozoische Formen. Von ihnen lassen sich einige jüngere Typen ableiten. Bei Encrinus (Trias) ist der Analsack wieder zu einem kurzen Kegel geworden. Im engeren Verwandtschaftskreis dieser Gattung und bei Marsupites (Kreide) sind ausserdem die Analstücke verschwunden, so dass bei dicyclischer Basis die regelmässig radiär gewordene Apicalkapsel nur aus den Stücken des apicalen Plattensystem besteht und perisomatische Stücke in derselben vollständig fehlen.

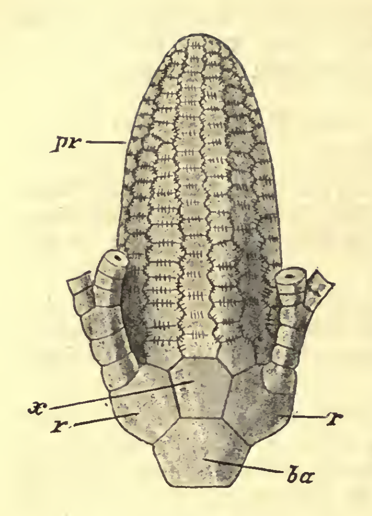


Fig. 696. Cyathocrinus longimanus nach ANGELIN, von der Analseite, nach Entfernung des grössten Theiles der Arme. *pr* Ventralsack, *x* Analplatte, *r* Radialia, *ba* Basalia.

Dasselbe gilt für die Apicalkapsel der Familien Holopidae (Lias bis Gegenwart), Hyocrinidae (Lias bis Gegenwart), Bathycrinidae (Gegenwart). Was die Kelchdecke dieser Formen anbetrifft, so ist zunächst zu constatiren, dass der grosse Analsack der Cyathocrinidae auf eine kleine Analröhre reducirt ist. Bei Holopus findet sich zwischen der Basis der offenen Oralpyramide und dem Kelchrande nur eine sehr schmale, mit unregelmässigen perisomatischen Plättchen besetzte Pyramide. Diese Zone wird schon breiter bei Hyocrinus (vergl. Fig. 679, p. 922). Sie ist dicht bepflastert mit zahlreichen Täfelchen. Zwischen den Ambulacralfurchen liegen die Interambulacraltäfelchen; die Ambulacralfurchen sind von dem Augenblicke an, wo sie zwischen den Oralplatten hervortreten, eingefasst und bedeckt von Seiten- und Deckplättchen. Im hinteren Ambulacralfeld erhebt sich, nahe am Rande der Kelchdecke und bisweilen excentrisch, die kurze, conische, getäfelte Analröhre mit dem After. Bei Bathycrinus, wo die Oralia fehlen oder reducirt sind, sind die Interradialbezirke entweder nackt oder mit kleinen Täfelchen bepflastert. Die Ambulacralfurchen besitzen nur Seitenplättchen. Der After liegt auf einem sehr kurzen, papillenförmigen Analkegel.

Die Canaliculata zeichnen sich wie die jüngeren Inadunata (Lias bis Gegenwart) durch den regelmässig strahligen Bau der Apicalkapsel aus, in welcher nur ausnahmsweise Interradialia, nie aber besondere, als Analia zu bezeichnende Stücke (letztere im hinteren Interradius) vorkommen. Sehr häufig (Apiocrinus, Rhizocrinus, Comatulidae) sind zwei (oder mehr) auf die Radialia des Kelches folgende Armstücke, „fixirte Costalia“, in die Apicalkapsel einbezogen.

Bezüglich der Kelchdecke ist daran zu erinnern, dass unter den Canaliculata nur bei Rhizocrinus Oralia beim erwachsenen Thiere vorkommen. Im Allgemeinen ist die Kelchdecke in den Interambulacralfeldern mit zahlreichen locker verbundenen Skeletstücken von je nach den Arten und Gattungen wechselnder Grösse bepflastert. Diese Plättchen sind von Kelchporen durchbohrt. Der Skeletbelag setzt sich nicht selten auch auf die Basis der Arme fort und reicht gelegentlich zwischen den Armbasen hindurch derart und soweit apicalwärts, dass er

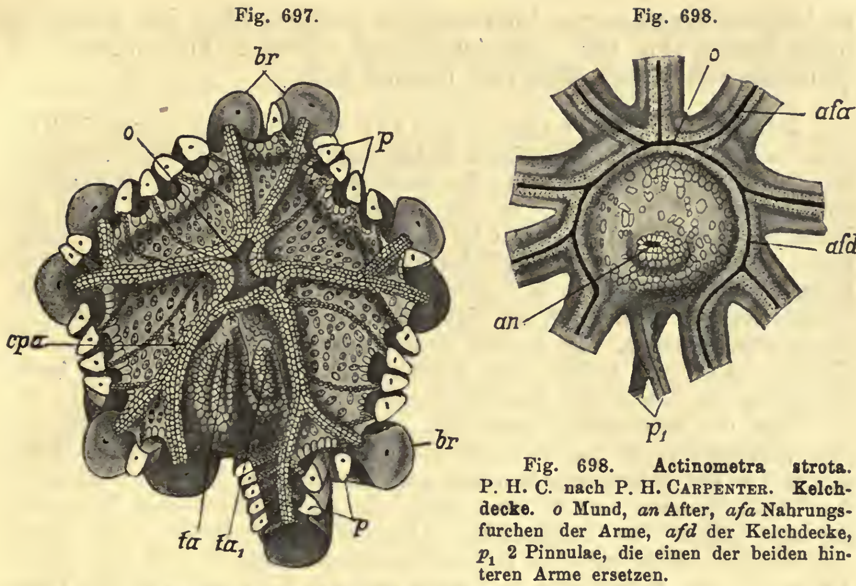


Fig. 698. **Actinometra strota.** P. H. C. nach P. H. CARPENTER. Kelchdecke. *o* Mund, *an* After, *afa* Nahrungsfurchen der Arme, *afd* der Kelchdecke, p_1 2 Pinnulae, die einen der beiden hinteren Arme ersetzen.

Fig. 697. **Kelchdecke von Metacrinus angulatus** P. H. CARP., nach P. H. CARPENTER. *o* Mund, *br* Arme, *p* Pinnulae (beide abgebrochen), *ta* Analtubus, daneben abnormer Weise ein zweiter ta_1, *cpa* Deckplättchen der Ambulacralfurchen.

auch bei der äusseren Betrachtung der Apicalkapsel in den Interradien sichtbar wird.

Die Ambulacralfurchen der Kelchdecke sind seltener offen, meist bedeckt mit Decktäfelchen und häufig eingefasst von Seitentäfelchen (Fig. 697). Gelegentlich kann auch der Mund von perisomatischen Stücken bedeckt sein, gewöhnlich aber ist er offen.

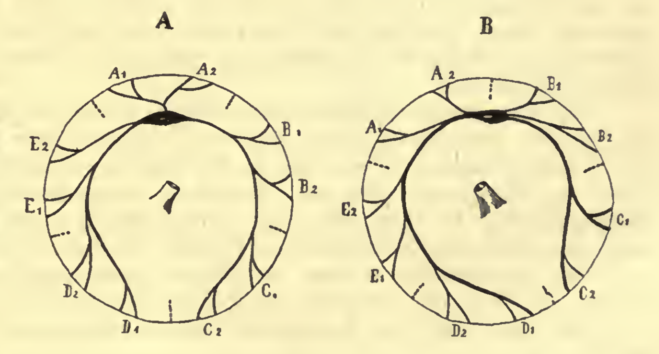


Fig. 699. **Actinometra** nach P. H. CARPENTER. Diagramme zur Erläuterung des Verlaufs der Nahrungsfurchen auf der Kelchdecke. $A_1 — E_2$ die Richtung der 5 Paar Arme. In der Mitte der Aftertubus.

Der Analtubus im hinteren Interradius ist von wechselnder Grösse und innerhalb dieses Interradialfeldes von wechelnder Lage. Seine Täfelung stimmt mit derjenigen der Interambulacralfelder überein.

Die Interambulacralfelder können auch nackt erscheinen, d. h. es sind dann ihrem Integumente nur sehr kleine Kalkkörperchen eingelagert.

Actinometra ist die einzige Crinoidenform, bei welcher der Mund ganz excentrisch (vorn) in der Kelchdecke sich befindet und der

im hinteren vergrösserten Interradialfeld gelegene After fast central zu liegen kommt (Fig. 699). Die Ambulacren werden in Folge dieser Verschiebung selbstverständlich sehr ungleich lang.

Die (paläozoischen) Camerata zeichnen sich durch die Tendenz zu einer starken und reichen Entfaltung des perisomatischen Skeletes im Kelche und durch die feste Verbindung der Platten zur Herstellung einer starren Kapsel aus. In die Bildung der Apicalkapsel wird die Basis der Arme eine grössere oder geringere Strecke weit derart einbezogen, dass die unteren Skeletglieder der Arme zu fixen Platten der Apicalkapsel werden. In den 5 Interradien der Apicalkapsel treten Interradialia auf, zu denen sich im hinteren Interradius häufig noch besondere Analplatten gesellen. Da wo die Arme auch noch jenseits ihrer ersten Theilung sich am Aufbau der Kelchkapsel betheiligen, können Interbrachialia die Armzweige fest mit einander verbinden.

Was die Kelchdecke anbetrifft, so besteht auch sie aus meistens sehr zahlreichen fest mit einander verbundenen Platten. Wie der Mund immer von den charakteristisch angeordneten, fest an einander schliessenden Oralia bedeckt ist, so sind auch die Ambulacralfurchen nie offen, sondern immer von ansehnlichen Deckstücken überwölbt, von denen sich einzelne durch besondere Grösse auszeichnen können. Bei den älteren Formen ist die Kelchdecke im Allgemeinen ziemlich flach, und die Deckplatten des Ambulacralskeletes treten frei zu Tage. Im Verlaufe der geologischen Entwickelung der paläozoischen Zeit aber wölbt sich die Kelchdecke immer mehr bauchig hervor und bildet schliesslich ein hohes, festgepanzertes Gewölbe (Ventralkapsel, „vault“, Fig. 634, 635), das sich unmittelbar hinter der Mitte noch weiter zu einer, die Arme oft an Länge übertreffenden Proboscis ausziehen kann, an deren Spitze der After liegt. Wo eine solche hochgewölbte „Ventralkapsel“ zur Ausbildung gelangt, entsenden die die Ambulacralfurchen begrenzenden Interambulacralplatten Fortsätze über dieselben hinweg. Die Fortsätze der auf der einen Seite an die Ambulacren anstossenden Platten verbinden sich fest mit einander und mit denen der gegenüberliegenden Seite, so dass die Ambulacralfurchen mit ihrem Skelet vollständig überwölbt werden und äusserlich nicht sichtbar sind.

(Die betreffenden Verhältnisse wurden bis in die jüngste Zeit hinein so gedeutet, dass die Camerata eine innere, nackte oder nur lose getäfelte Kelchdecke besassen, in welcher die Ambulacren vom Munde in der Mitte nach der Peripherie verliefen, und dass diese Kelchdecke von einem festgepanzerten Gewölbe [eben der Ventralkapsel, vault] derart überdacht war, dass zwischen Kelchdecke und Vault ein freier Raum lag.)

Die interradialen Platten der Kelchdecke setzen sich häufig ohne Grenze direct in die interradialen Platten der Apicalkapsel fort.

Der After liegt, von besonderen Platten eingefasst, im hinteren Interradius.

a) Die Apicalkapsel. Bei Platycrinus besteht die Apicalkapsel (vergl. Fig. 635) noch ausschliesslich aus den Platten des Apicalsystems (3 Basalia, 5 grosse Radialia). Die Arme sind gleich von Anfang an frei. Eine in jedem Interradius zwischen der Basis der freien Arme und zwischen den Radialia gelegene Platte kann fast ebenso gut zur Kelchdecke als zur Apicalkapsel gerechnet werden. Bei Hexacrinus wird der radiäre Bau der Apicalkapsel wesentlich gestört durch das Auftreten einer im hinteren Interradius zwischen die beiden hinteren Interradialia sich ein-

schiebenden Analplatte, an welche sich gegen die Kelchdecke hin noch 2—3 weitere Analia anschliessen. In jedem Radius ist ferner die einzig vorhandene kleine Costalplatte zu einer fixirten Platte der Apicalkapsel geworden. Als weiteres Beispiel wähle ich Dimerocrinus (Glyptasteridae), wo die Apicalkapsel schon complicirter ist. In jedem Radius folgen auf das Radiale zwei Costalia, die in die Apicalkapsel einbezogen sind. Auf jedes 2. Costale folgen 2—3 Distichalia, die ebenfalls in der Apicalkapsel fixirt sind, und von denen das letzte einen freien Arm trägt. In jedem Interradius mehrere Interradialia und zwar zunächst eine grössere Platte, welche zwischen den Costalia liegt, und dann zwei weitere zwischen den Distichalia liegende Platten. Der hintere Interradius ist breiter als die übrigen. Die erste Platte liegt hier zwischen den Radialia und ist so gross wie diese, dann folgen in einer zweiten Reihe 3 Platten und oralwärts von diesen verschiedene kleinere Platten, die den Uebergang zur Kelchdecke vermitteln. Auch Interdistichalia können vorkommen. Aehnlich wie Dimerocrinus verhalten sich Melocrinus (Fig. 633), Dorycrinus etc.

Auch bei Ollacrinus (Rhodocriniden) sind die 2 Costalia und die 2—3 Distichalia der Apicalkapsel einverleibt (Fig. 700). In jedem der 5 Interradien finden sich mehrere (ca. 12) Interradialia, deren Anordnung die Figur erläutert. Der Analinterradius ist kaum vor den übrigen Interradien ausgezeichnet. Die Distichalia sind durch kleinere Interdistichalia verbunden.

Das perisomatische Skelet der Apicalkapsel von Actinocrinus (Fig. 672, p. 916) ist demjenigen von Ollacrinus sehr ähnlich; aber der Analinterradius ist viel grösser als die übrigen, und seine Platten sind durch Einschiebung einer senkrechten Reihe von Analplatten in zwei seitliche Gruppen getheilt. Dies ist auch bei Batocrinus (Actinocrinide) der Fall. Hier aber sind nicht nur die 5×2 Costalia und die 10×2 Distichalia, sondern noch die 20×2 Palmaria in die Apicalkapsel einbezogen. In Strotocrinus (regalis) begegnen wir einem Extrem (Fig. 701.) Der Kelch ist sehr gross. Die Apicalkapsel besteht aus einem dem Stiele aufsitzenden kleineren conischen Theile und einem an diesen sich anschliessenden horizontal ausgebreiteten Rahmen. Auf jedes Radiale folgen in jedem

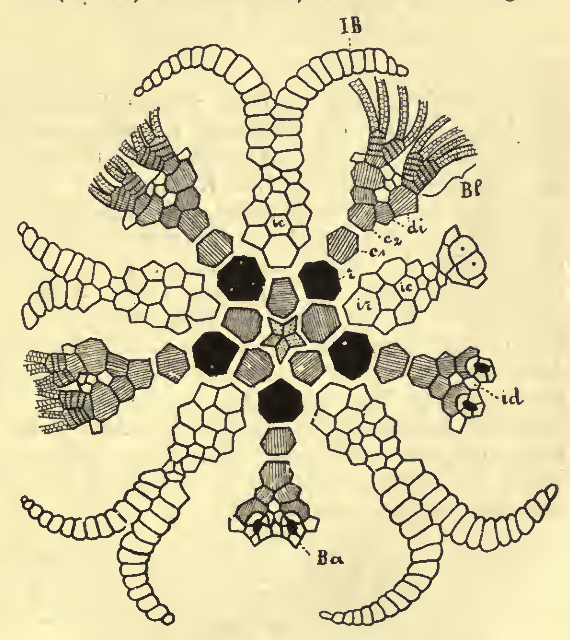


Fig. 700. Ollacrinus tuberculosus HALL, nach WACHSMUTH & SPRINGER. Das Plattensystem der Apicalkapsel und der Interradialanhänge *IB*. *Ba* Armansätze, *Bl* Beginn des freien Theiles der Arme. Für die übrigen Buchstabenbezeichnungen siehe p. 904.

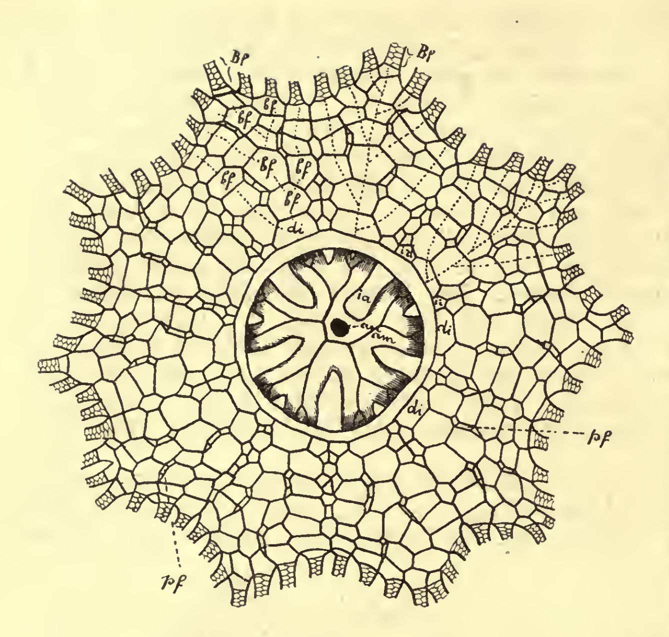


Fig. 701. Strotocrinus regalis. Nach Wachsmuth & Springer. Der apicale Rahmen. Der conische Theil der Apicalkapsel (bis zu den Distichalia *di*) ist weggebrochen. Man sieht im Grunde des so geöffneten Kelches die Kelchdecke mit dem After, dem Mund und den Nahrungsfurchen. Die punktirten Linien bezeichnen die Art der Verästelung der fixirten Arme. *an* Anus, *bf* fixirte Armglieder, die den Rahmen bilden, *Bl* die vom Rande des Rahmens abgehenden freien Arme, *ia* Interambulacralbezirke der Kelchdecke, *am* Ambulacra, *pf* fixirte Pinnulae.

Radius zwei Costalia. Auf die zweiten Costalia folgen die 10 Distichalia. Bis hierher bilden die erwähnten Platten zusammen mit dem Apicalsystem den conischen Theil der Apicalkapsel. Die nun folgenden Platten bilden den horizontal ausgebreiteten Rahmen.

An jedes Distichale reiht sich eine Hauptreihe von (6) Platten an, die radiär an den Rand des Rahmens sich begiebt, wo die letzte Platte einen freien Arm trägt. Alternirend gehen von dieser Hauptreihe Nebenreihen von Platten ab, 3 auf der einen, 3 auf der anderen Seite. Auch diese gehen an den Rand des Rahmens, und es trägt jeweilen ihre letzte Platte einen Arm. So gehen vom Rande des Rahmens im Ganzen 70 freie Arme ab. In den Interradien, in den Interdistichalbezirken und zwischen allen weiteren Verzweigungen der fixirten Arme finden sich Interradialia, Interdistichalia u. s. w., welche die Armglieder zu dem festen horizontalen Rahmen verbinden. Ueber ihre Zahl und Anordnung giebt die Figur den besten Aufschluss. Der anale Interradius ist nicht merklich von den übrigen verschieden.

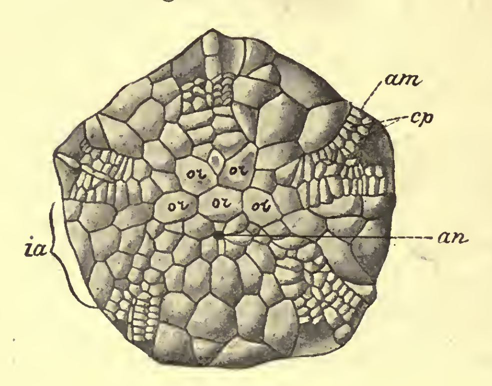


Fig. 702. Kelchdecke von Marsupiocrinus coelatus, nach Wachsmuth & Springer. *or* Oralia, *am* Ambulacra, *cp* Deckplättchen der Ambulacralfurchen, *ia* Interambulacralbezirke.

K e l c h d e c k e. Die Kelchdecke von M a r s u p i o c r i n u s (coelatus) ist wenig gewölbt. Sie ist mit zahlreichen fest verbundenen Täfelchen gepflastert (Fig. 702). Leicht erkennt man unter diesen Täfelchen die Deckplättchen der Ambulacren, die also hier frei zu Tage treten, und

man kann sie leicht von den etwas grösseren interradialen und interambulacralen Plättchen unterscheiden. Im Centrum der Kelchdecke liegen die 5 Oralia, in jener für die Camerata besonders charakteristischen Anordnung. Dahinter subcentral die von besonderen Plättchen umgebene Afteröffnung.

Werden die Deckplättchen grösser und massiver, wie bei vielen Arten der Gattung Platycrinus, so ist es dann schon schwieriger, die interradialen Platten der Kelchdecke von ihnen zu unterscheiden.

Die Gattung Agaricocrinus liefert Beispiele für die besonders starke Entwickelung einzelner Deckplättchen des Ambulacralskeletes, die als „radiale Domplatten" bezeichnet wurden. Die Kelchdecke ist hochgewölbt.

Eine ausserordentlich hochgewölbte Kelchdecke besitzen die Actinocriniden (Actinocrinus, Batocrinus, Fig. 634, 635). Sie ist von starken, ansehnlichen, ungefähr gleich grossen Platten gleichmässig und fest gepanzert. Vom Ambulacralskelet ist äusserlich nichts sichtbar, es ist in der schon früher angegebenen Weise durch Ueberwachsen seitens der Interambulacralplatten in die Tiefe gedrängt. Es zieht sich diese Ventralkapsel im hinteren Interradius unmittelbar hinter der Mitte der Kelchdecke noch weiter zu einer langen, in der nämlichen Weise gepanzerten Röhre, der Proboscis, aus, an deren Spitze der After liegt.

Die Articulata stimmen insofern, was das Perisoma des Kelches anbetrifft, mit den Camerata überein, als die Armglieder der Arme bis zu der zweiten oder dritten Theilung der Arme in die Apicalkapsel (Fig. 703) einbezogen sind, dass also die Costalia, Distichalia und oft auch die Palmaria „fixe" Platten der Apicalkapsel darstellen. Die Zahl der Brachialia für jeden Arm und seine Verzweigung ist eine verschiedene. Häufig sind 3 Costalia in jedem Radius vorhanden. — Aber diese fixen Brachialia sind mit einander und mit den Radialia nicht wie bei den Camerata fest, sondern gelenkig verbunden. In den Zwischenräumen zwischen den Radien und ihren Verzweigungen liegen in der Apicalkapsel entweder nur ganz kleine, lose und unregelmässige Kalkkörperchen oder Schüppchen, oder diese Zwischenräume werden durch Plättchen (Interradialia, Interdistichalia, Interpalmaria) in bestimmter Anordnung ausgefüllt. Dazu kommen im hinteren Interradius häufig noch besondere, oft unsymmetrisch angeordnete Analplatten.

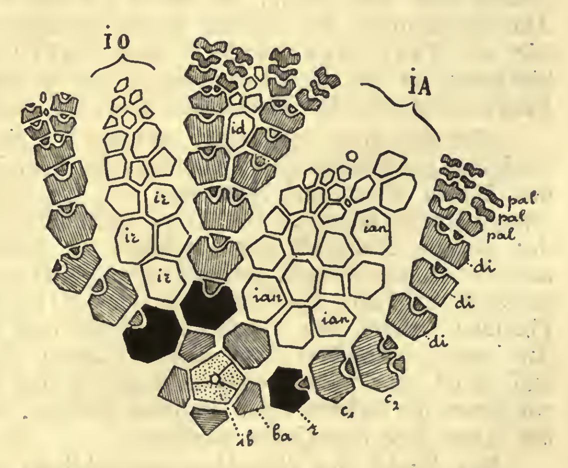


Fig. 703. Ausgebreitetes Plattensystem eines Theiles der Apicalkapsel von Forbesiocrinus. Für die Buchstabenbezeichnungen vergl. p. 904. Ausserdem *IO*, einer der vier gleichen Interradialbezirke, *IA* der abweichende anale Interradialbezirk, *pal* Palmaria.

Die Kelchdecke ist bei einer Art der Gattung Taxocrinus gut bekannt. In der Richtung der Radien und ihrer Verzweigungen ist sie

vorgewölbt, in den Interradien eingesunken. Von dem centralen, offenen, von 5 Oralplatten umstellten Munde gehen 5 Ambulacralfurchen aus, die sich entsprechend der Theilung der Arme dichotomisch theilen. Jede Ambulacralfurche besitzt einen Boden von zwei Längsreihen von Subambulacralpättchen, ist eingefasst von Seitenplättchen und bedeckt von zwei Längsreihen von Deckplättchen. Die Deckplättchen sind in den beiden Reihen alternirend angeordnet, sie greifen zickzackförmig in einander und es ist sehr wahrscheinlich, dass sie beweglich waren, d. h. aufgerichtet und niedergesenkt werden konnten. Die Interambulacralbezirke enthalten eine grosse Menge kleiner, lockerer, unregelmässiger Plättchen. Im hinteren Interradius, am Rande der Kelchscheibe ein getäfelter Fortsatz (Analröhre ?).

Ueber Thaumatocrinus siehe systematische Uebersicht.

b) Das Armskelet.

Der Crinoidenkelch trägt an seinem Rande (an der Grenze zwischen Kelchdecke und Apicalkapsel) 5 Arme, die seltener einfach, meistens verästelt, beim lebenden Thiere schön ausgebreitet sind. Bei erfolgenden äusseren Reizwirkungen werden die Arme über der Kelchdecke zusammengefaltet. In dieser Lage findet man sie auch beim todten Thier und deshalb fast immer bei versteinerten Crinoidenindividuen.

Die Arme, welche wichtige innere Organe des Körpers enthalten, werden gestützt durch ein besonderes Armskelet. Dieses besteht aus auf einander folgenden Kalkstücken, den Brachialia, die entweder fest oder gelenkig mit einander verbunden sind. Die Armstücke sind auf ihrer oralen, bei entfalteten Armen nach oben gerichteten Seite derart vertieft, dass auf dem Skelet der Arme und aller ihrer Verzweigungen eine mehr oder weniger tiefe Längsfurche zu Stande kommt: die Ambulacralfurche. In der Tiefe dieser Ambulacralfurche liegen die wichtigsten inneren Organe der Arme (radiale Kanäle, Wassergefässe, Aussackungen der Leibeshöhle etc.). Das weiche Integument, das über diese Organe hinwegzieht und die Ambulacralfurchen des Armskeletes überspannt, ist selbst rinnenförmig vertieft. Diese der Ambulacralfurche des Skeletes genau folgenden Integumentrinnen wollen wir als Nahrungsfurchen oder Nahrungsrinnen bezeichnen. Sie gehen an der Basis der freien Arme in die Ambulacralfurchen oder Nahrungsfurchen der Kelchdecke über, die zum Munde verlaufen.

Sind die Arme verzweigt, und das ist die Regel, so ist die Verzweigung gewöhnlich eine dichotomische, bisweilen aber auch gehen von den Armen alternirend Nebenäste ab, die wieder alternirende Seitenzweige tragen können. Die Arme und ihre Verzweigungen tragen bei der grossen Mehrzahl der Crinoiden zu Seiten der Ambulacralfurche alternirend angeordnete, ruthenförmige, spitz auslaufende, dicht gedrängt stehende Anhänge, die Fiederchen oder Pinnulae. Das Skelet dieser Pinnulae verhält sich wie das der Arme und ist wie dieses gegliedert. Am besten betrachtet man diese Pinnulae als die letzten Armzweige, und es ist sehr wahrscheinlich, dass bei den paläozoischen Inadunata, von denen die meisten keine Pinnulae besitzen, die letzten Verzweigungen der Arme ihre Functionen ausübten.

Das Skelet der Crinoidenarme schliesst sich unmittelbar an die Radialia der Apicalkapsel des Kelches an. Die erste radial angeordnete Platte, die auf ein Kelchradiale folgt, muss morphologisch als das erste

Brachiale oder Armglied betrachtet werden, obschon es nur selten (bei den Inadunata) als freies Armglied imponirt.

Für die Brachialia der Arme und ihrer Verzweigungen, also für die Brachialia erster, zweiter dritter u. s. w. Ordnung sind besondere Bezeichnungen eingeführt worden. Costalia heissen die Brachialia erster Ordnung, also bis zur ersten Theilung des Armes, Distichalia diejenigen zweiter, Palmaria diejenigen dritter Ordnung, Postpalmaria diejenigen aller folgenden etwa noch vorkommenden Ordnungen. Die Costalia schliessen sich also direct an die 5 Radialia der Apicalkapsel des Kelches an, die zum Apicalsystem gehören.

Schon im vorhergehenden Paragraph, der von den Perisomplattten des Kelches handelte, wurde gezeigt, dass bei den Crinoiden sehr häufig, ja sogar in der grossen Mehrzahl der Fälle, Brachialia in die Apicalkapsel des Kelches einbezogen werden. Man kann danach freie Brachialia und fixirte Brachialia unterscheiden. Letztere sind diejenigen, die zu Perisomplatten der Apicalkapsel geworden sind. Die ersten Brachialia, die so in den Kelch einbezogen werden, sind selbstverständlich die Costalia, die nächstfolgenden die Distichalia, dann können die Palmaria folgen. Das specielle Verhalten wird also dadurch charakterisirt, dass man von fixirten Costalia, Distichalia etc. spricht und die Zahl der fixirten Costalia, Distichalia etc. für jeden Strahl oder Arm angiebt. Wie die verschiedenen Abtheilungen der Crinoiden sich in dieser Beziehung verhalten, ist schon im vorhergehenden Abschnitt erläutert worden. Am einfachsten verhalten sich die Inadunata, indem bei ihnen die Arme gleich von ihrer Basis an frei sind (daher der Name!), wo also schon die erste Costalplatte ein freies Armglied ist; am complicirtesten gewisse Camerata (Actinocrinoiden etc.), wo Brachialia mehrerer Ordnungen in den Kelch einbezogen und durch Interradialia, Interdistichalia etc. verbunden sind, so dass die Apicalkapsel reich getäfelt erscheint.

Bei verästelten Armen werden diejenigen Armglieder, über denen die Theilung erfolgt, als axillaria bezeichnet: Costalia axillaria, Distichalia axillaria etc.

Was die Vertheilung der Pinnulae anbetrifft, so gilt, wenigstens für die modernen Crinoiden, als Regel, dass die Axillaria nie Pinnulae tragen und dass, wo je zwei Armglieder durch Syzygialnähte oder durch Bandmassen verbunden sind, am unteren der beiden Glieder die Pinnula ebenfalls fehlt.

Mit Bezug auf den speciellen Modus der Aneinanderreihung der Armglieder lässt sich ein dreifaches Verhalten constatiren. Die Arme sind einzeilig, wenn die Brachialia wie die Stücke einer Geldrolle in einer einzigen Säule über einander liegen und ihre Verbindungsflächen unter einander parallel sind. Sie sind wechselzeilig, wenn die Armglieder keilförmig gestaltet sind und wenn bei den sich an einander reihenden Stücken die dicken und die dünnen Seiten der Keile regelmässig mit einander abwechseln. Sie sind zweizeilig, wenn sie aus zwei Säulen oder Reihen von Armgliedern bestehen, wobei die Glieder der beiden Reihen alternirend angeordnet sind und zickzackförmig in einander greifen.

Die Articulata, viele Canaliculata und die recenten Inadunata besitzen einzeilige Arme. Für die paläozoischen Inadunata und die Camerata ist nachweislich der einzeilige Zustand ontogenetisch und phylogenetisch der primäre. Die Mehrzahl der paläozoischen Inadunata sind

einzeilig. Aber gegen das Ende der paläozoischen Zeit traten Formen mit wechselzeiligen Armen (z. B. Poteriocrinus) und schliesslich sogar Gattungen auf, bei denen die Arme an ihren Spitzen zweizeilig sein können (Eupachycrinus, Erisocrinus, Hydreinonocrinus).

Die meisten Camerata (die Abtheilung ist auf die paläozoische Zeit beschränkt) besitzen zweizeilige Arme. Aber die weitaus grösste Zahl der untersilurischen Arten haben einzeilige Arme. Schon im oberen Silar finden sich nur noch wenige Formen mit einzeiligen Armen neben Arten und Gattungen mit wechselzeiligen und zweizeiligen.

Fig. 704. **Stück eines Crinoidenarmes.** Schema des Ueberganges von der Einzeiligkeit durch die Wechselzeiligkeit zur Zweizeiligkeit.

Bei den Crinoiden mit zweizeiligen Armen durchlaufen diese Arme ontogenetisch zunächst ein einzeiliges und dann ein wechselzeiliges Stadium. Es ist ferner noch besonders zu betonen, dass die Arme in keinem einzigen Falle in ihrer ganzen Länge (von den Radialia des Kelches an bis an die Spitze) zweizeilig sind. An ihrer Basis sind sie immer eine Strecke weit einzeilig, dann werden sie wechselzeilig und schliesslich zweizeilig. Die Umwandlung des einzeiligen in einen wechselzeiligen und schliesslich in einen zweizeiligen Arm beginnt ontogenetisch und phylogenetisch an der Armspitze und schreitet von hier gegen die Basis des Armes vor.

Was die Nahrungsfurchen der Arme anbetrifft, so verhalten sie sich ähnlich wie diejenigen der Kelchdecke. Bisweilen sind sie nackt und offen, bisweilen mit einem verschieden ausgebildeten Ambulacralskelet ausgestattet, welches aus Seitenplättchen oder aus Seitenplättchen und Deckplättchen besteht. Auch Subambulacralplättchen können am Boden der Nahrungsfurchen vorkommen und dieselben gegen die darunter liegenden Organe der Ambulacralfurche des Skeletes (Leibeshöhle der Arme, Geschlechtsstränge, Pseudohämalkanäle etc.) abgrenzen. Wo Deckplättchen vorhanden sind, stehen sie alternirend in zwei Reihen und greifen in einer medianen Zickzacklinie in einander. Es ist mehr als wahrscheinlich, dass diese Plättchen beim lebenden Thiere aufgerichtet und niedergesenkt werden können; im ersteren Falle ist dann die Nahrungsfurche nach aussen geöffnet, im letzteren geschlossen.

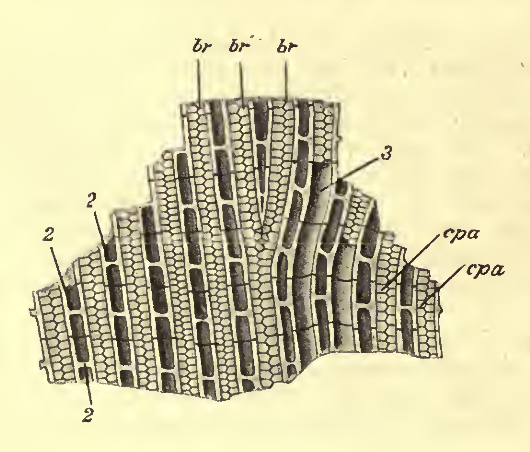


Fig. 705. **Ein Stück der von den Armen gebildeten Scheibe von Crotalocrinus rugosus.** Nach Wachsmuth und Springer. 2 Die Arme verbindende Querpfeiler, *br* die Arme mit den ihre Nahrungsfurchen bedeckenden Deckplättchen *cpa*, letztere bei 3 entfernt.

Ganz eigenthümliche Verhältnisse bietet die Armkrone der obersilurischen Gattung Crotalocrinus (England, Schweden), die wohl zu den Camerata zu

stellen ist. Die freien Arme verästeln sich ausserordentlich häufig, wobei immer die einzelnen Armzweige dicht neben einander zu liegen kommen. Sie bilden zusammen eine weit ausgebreitete, zusammenhängende Scheibe um den Kelch herum, vergleichbar einer weit offenen Blumenkrone. Bis 5- oder 600 Armzweige (C. rugosus) mögen den Rand dieser Scheibe erreichen. Jedes Armglied besitzt zwei seitliche Fortsätze, die mit entsprechenden Fortsätzen des entsprechenden Armgliedes der benachbarten Arme, resp. Armzweige verbunden sind, so dass die durch das gesammte Skelet der freien Arme gebildete Scheibe ein gitterförmiges Aussehen bekommt (Fig. 705). Die Armglieder sind in bestimmten Entfernungen vom Kelch gleich lang, so dass sie sowohl wie die zwischen den auf einander folgenden Armgliedern liegenden Nähte regelmässig concentrisch um den Kelch angeordnet erscheinen. Die ganze Armscheibe war sehr biegsam und konnte von ihrer Peripherie an über dem Kelche eingerollt werden. Bei C. pulcher zerfällt die Armscheibe in 5 breite radiale Lappen, die, wenn sich die Scheibe über dem Kelche schliesst, einander wie die Blumenblätter einer Knospe bedecken. Die Nahrungsfurchen sind mit einer doppelten Längsreihe alternirender Deckplättchen bedeckt. Pinnulae scheinen zu fehlen.

c) Der Stiel (Columna).

Die grosse Mehrzahl der Crinoiden sind vermittelst eines gegliederten Stieles auf dem Meeresboden festsitzende Thiere. Nur die Comatuliden und Thaumatocrinus sind im erwachsenen Zustande ungestielt und unbefestigt. Der gestielte Zustand ist zweifelsohne der für die Crinoiden ursprüngliche, denn 1) zeigen diese Echinodermen in sehr vollkommener Weise einen für viele festsitzende Thiere sehr charakteristischen Habitus, und 2) durchlaufen die freien und ungestielten Comatuliden ein gestieltes und festsitzendes Jugendstadium. — Der Stiel stellt eine sehr verschieden lange und starke Säule von übereinander liegenden Kalkgliedern dar, von denen das oberste sich mit dem Centrum des Apicalsystemes verbindet und den Kelch mit seinen Armen trägt.

Die Gestalt der Stielglieder ist eine sehr verschiedene. Sie sind niedrig-scheibenförmig bis hoch-cylindrisch, bisweilen gegen die beiden Enden zu allmählich verdickt, so dass sie die äussere Gestalt eines Würfelbechers nachahmen. Uebrigens können die Glieder in verschiedenen Theilen des Stieles eines und desselben Thieres sehr verschieden sein. Der äussere Umriss der Glieder auf einem Querschnitt durch den Stiel ist bald fünfeckig bald rund, seltener elliptisch. Die Glieder sind miteinander entweder durch Nähte mehr oder weniger fest, oder durch Gelenke beweglich verbunden. Der Stiel ist in seiner ganzen Länge von einem centralen Kanal („Nahrungskanal") durchzogen, welcher also alle aufeinander folgenden Glieder durchsetzt. In ihm verlaufen Coelomkanäle (Fortsetzungen des gekammerten Sinus) und Nerven. Die Grösse des Kanals auf dem Querschnitt ist ebenso verschieden wie seine Gestalt. Am häufigsten dürfte sein Querschnitt ünfeckig oder fünflappig sein, doch ist er gar nicht selten rund. Bisweilen auch ist ein centraler Kanal von 5 engeren peripheren umstellt.

Neue Stielglieder werden beim Wachsthum der Thiere am oberen Ende des Stieles gebildet. Sie sind anfänglich klein und flach und häufig im Inneren des Stieles verborgen. Der constanteste Ort ihres Auftretens

ist zwischen dem obersten Stielglied und der Kelchbasis. Ausserdem können aber neue Stielglieder, aber fast ausschliesslich am oberen Ende des Stieles, zwischen zwei schon vorhandene eingeschaltet werden. Bei einem wachsenden Stiele sind die Glieder im oberen Stieltheile sehr verschieden hoch, die niedrigsten sind die jüngsten.

Der Stiel kann in bestimmten Abständen Quirle von sogenannten *Ranken* oder *Cirren* tragen. Es sind diese Ranken gegliederte, spitz auslaufende Anhänge des Stieles, die von einem Kanal der Länge nach durchbohrt sind, der mit dem Centralkanal des Stieles communicirt (Fig. 638, 639).

Sie erfreuen sich, wie Beobachtungen an lebenden Thieren gezeigt haben, einer ansehnlichen Beweglichkeit. Es gilt als Regel, dass in einem Quirl 5 Ranken stehen, die an den 5 Seiten der betreffenden, als *Quirlglieder* zu bezeichnenden Stielglieder inseriren. Zwischen zwei aufeinander folgenden Quirlgliedern finden sich verschieden zahlreiche, nicht rankentragende Stielglieder. Sie bilden zusammen ein *Internodium*. Während bei den Inadunaten, Articulaten und Cameraten Cirren im Allgemeinen fehlen oder doch nur am unteren Theile des Stieles vorkommen, ist der Stiel der Canaliculaten (Pentacriniden) in seiner ganzen Länge zwischen den aufeinander folgenden Internodien mit Rankenquirlen ausgestattet. Bei den recenten Pentacrinus- und Metacrinusarten ist jedes Quirlglied mit dem nächst unteren Glied (des Internodiums) durch eine Syzygialnaht verbunden.

Es herrschen eigenthümliche, wie es scheint, fast constante Beziehungen zwischen dem Stiele der Crinoiden und der Basis der Apicalkapsel. Diese Beziehungen lassen sich folgendermaassen darstellen. Bei Crinoiden mit dicyclischer Basis (wo die Basis aus Basalia und Infrabasalia besteht, Fig. 706 *A*), mit fünfkantigem Stiel und mit fünfstrahligem Centralkanal, sind die 5 Kanten interradial, die 5 Strahlen des Centralkanals und die 5 Ranken eines jeden Quirls radial gelagert. Bei Crinoiden mit monocyclischer Basis (wo diese ausschliesslich aus den Basalia besteht, Fig. 706 *B*) ist das Gegentheil der Fall. So lässt sich — wie es scheint, mit grosser

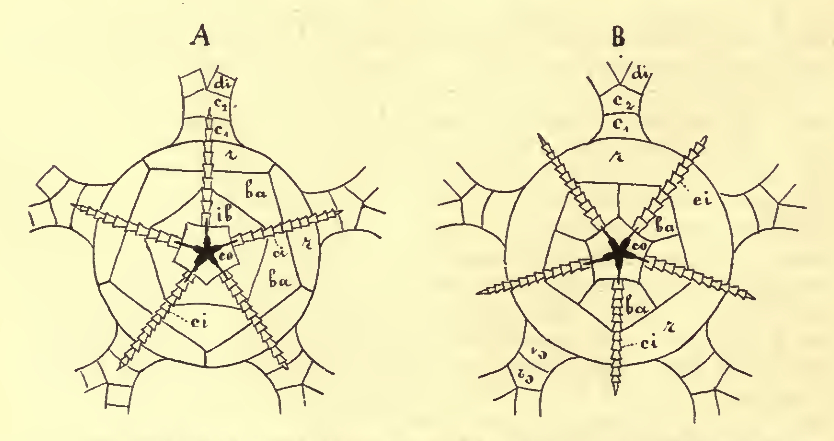


Fig. 706. **Diagramme zur Erläuterung der Wachsmuth- und Springer'schen Regel.** *A* Crinoid mit dicyclischer Basis; *B* Crinoid mit monocyclischer Basis. Erklärung der Buchstabenbezeichnungen p. 904.

Sicherheit — bei denjenigen Crinoiden, die Ranken am Stiele besitzen und wo der Stiel sowie der Centralkanal nicht rund sind, aus der Untersuchung des Stieles ein Schluss ziehen auf die Beschaffenheit der Kelchbasis (ob dicyclisch oder monocyclisch). Dies ist wichtig bei Formen, bei welchen die Infrabasalia sehr klein oder gar, vom obersten Stielgliede verdeckt, verborgen liegen oder nur auf Jugendstadien vorkommen. Man spricht dann von Formen, welche nach dicyclischem Plane gebaut sind.

Der untere Theil des Crinoidenstieles wird als Wurzel bezeichnet. Er dient in verschiedener Weise zur Befestigung des Körpers am Untergrund. Ist letzterer schlammig oder sandig, so zeigt die Stielbasis Seitenäste, sogenannte Wurzelcirren, die, sich vielfach verästelnd, nach allen Richtungen in den Meeresboden eindringen. Dabei kann sich das Ende des Stieles selbst in ähnlicher Weise wie die Wurzelcirren verzweigen. Bei felsigem Untergrund breiten sich die Wurzelausläufer mehr horizontal aus, sich der Unterlage anpassend und mit ihr an ihren Enden durch Absonderung von Kalbsubstanz verkittend.

Es ist übrigens so gut wie sicher, dass Individuen gewisser gestielter Crinoidenarten (Pentacrinus- und Metacrinusarten) mit freiwillig oder zufällig abgebrochenem Stiele einer freien Locomotion fähig sind, welche wohl vorwiegend durch Bewegungen der Arme bewerkstelligt wird, während die Cirrhen wohl mehr zum Anklammern dienen.

Bei Holopus (Fig. 631) fehlt ein Stiel. Der umgekehrt kegelförmige Kelch ist durch eine unregelmässig ausgebreitete Kalkmasse mit der Unterlage verkittet.

Die Comatuliden sind nur in der Jugend gestielt und festsitzend. Ihr Larvenstiel hat den Bau eines gewöhnlichen Crinoidenstieles (Fig. 707). Aber die Cirren entwickeln sich nur am obersten Stielglied. An diesem treten zunächst 5 radial angeordnete Ranken auf, dann 5 interradial angeordnete. Zu einer für die verschiedenen Arten verschiedenen Zeit löst sich der Kelch mitsammt diesem obersten mit der Centralplatte und den Infrabasalia verschmolzenen, nun als Centrodorsale bezeichneten, rankentragenden Stielgliede los, und der übrige Stiel bleibt der Unterlage angeheftet zu-

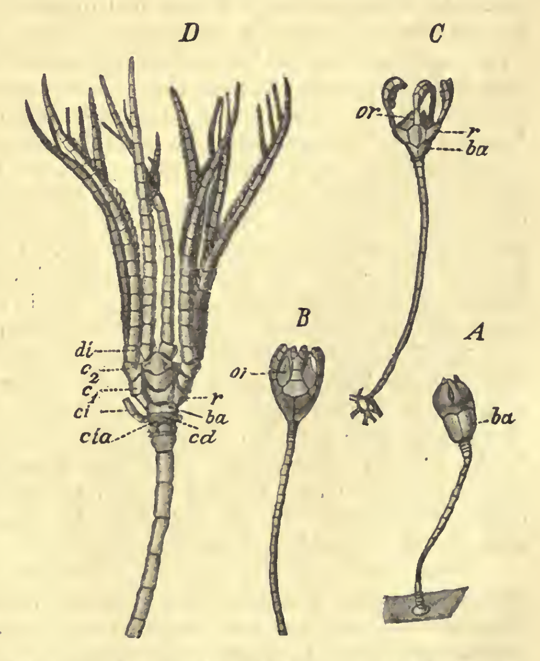


Fig. 707. Verschieden alte gestielte Jugendformen von Antedon phalangium (*A*), Antedon spec. (*B*), Antedon tuberosa (*C*) und Antedon multispina (*D*), nach P. H. Carpenter. Erklärung der Buchstabenbezeichnungen p. 904. *cia* Cirrusansätze.

rück. Ueber den schon gebildeten Ranken, d. h. zwischen ihnen und der Kelchbasis, treten an dem sich immer mehr vergrössernden Centrodorsale immer neue Quirle von Ranken auf, so dass man versucht ist, dieses Stück zu betrachten als einen Theil eines Pentacrinusstammes, der nur aus Quirlgliedern bestände, die mit einander, ohne Dazwischentreten von Internodien, verschmolzen wären.

Die Comatuliden können sowohl durch rudernde Bewegungen ihrer Arme schwimmen als vermittelst der Ranken des Centrodorsale kriechen. Mit den nämlichen Ranken legen sie sich auch, die Tentakelkrone nach oben gerichtet, vor Anker.

d) Die Verbindungsweise der Skeletstücke untereinander.

Es kommen hierbei die Glieder der Arme und Pinnulae, die Platten der Apicalkapsel und die Glieder des Stieles in Betracht.

Wir wollen zunächst die ältere Ansicht über die verschiedene Verbindungsweise dieser Skeletstücke vortragen.

1) Zwei Platten sind miteinander fest und unbeweglich verbunden. Es fehlt jegliche Faserverbindung zwischen ihnen; zwischen den beiden Platten ist ohne Unterbrechung Kalkmasse abgelagert, die aber weniger dicht ist, als die der Platten selbst. Derart sind häufig alle oder gewisse Platten der Apicalkapsel verbunden. Beispiel: die Radialia von Antedon untereinander und mit dem Centrodorsale. Eine solche Verbindung heisst eine Sutur oder Synostosis.

2) Zwei Platten oder Skeletglieder sind mit einander durch eine elastische Fasermasse verbunden, deren auf der Gelenkfläche senkrecht stehende, dichtgedrängte Fasern das organische Grundgewebe der beiden Gliedstücke mit einander verbinden. Solche Verbindungen heissen Syzygien. Syzygialnähte kommen zwischen den Armgliedern, den Stielgliedern und den Gliedern der Cirren vor. Zwei durch Syzygialnähte verbundene Stücke sind nicht activ gegen einander beweglich; doch ermöglicht das Vorkommen von Syzygialnähten in einer Gliederreihe eine gewisse Biegsamkeit derselben, z. B. des Stieles. Von zwei durch Syzygialnähte verbundenen Stücken heisst das obere Epizygale, das untere Hypozygale (dabei ist ein Crinoid in natürlicher Lage, sich vermittelst des Stieles auf dem Untergrund erhebend, gedacht). Durch Syzygialnähte sind verbunden alle oder die meisten Glieder des Stieles und die Glieder der Ranken, Syzygialnähte können ferner auch in der Apicalkapsel des Kelches und zwischen gewissen Armgliedern vorkommen.

3) Zwei Skeletglieder sind durch Muskelgelenke verbunden. Das eine Skeletstück greift mit einem oder zwei Vorsprüngen in entsprechende Vertiefungen des benachbarten Skeletstückes ein. Auf der einen Seite (der dorsalen oder apicalen) eines solchen Gelenkes sind die beiden Glieder durch eine elastische Fasermasse (ähnlich wie bei den Syzygien) verbunden, auf der gegenüberliegenden (ventralen oder oralen) Seite aber durch ein Muskelpaar. An den Stellen der Muskelansätze sind die Skeletglieder gewöhnlich vertieft.

Wenn wir nur die lebenden Crinoiden berücksichtigen, so können wir sagen, dass Muskelgelenke constant vorkommen: 1) zwischen jedem Brachiale axillare und den beiden Armgliedern, die es trägt; 2) zwischen jedem eine Pinnula tragenden Armglied und dem Basalglied der Pinnula; 3) zwischen jedem Radiale der Apicalkapsel und dem ersten Armglied, d. h. dem ersten Costale. Wo, wie das so häufig der Fall ist, die

Costalia in die Apicalkapsel einbezogen sind, resultirt daraus eine gewisse Beweglichkeit auch des Kelchskeletes. — Im Uebrigen sind die meisten oder alle Glieder der freien Arme (alle, die nicht durch Syzygien verbunden sind) und alle Glieder der Pinnulae durch Muskelgelenke verbunden. Im Stiel und in den Cirren oder Ranken kommen keine Muskelgelenke vor.

Nach dieser (älteren) Ansicht können active Bewegungen nur in den Muskelgelenken stattfinden. Die Arme z. B. würden durch Contraction der Muskeln in den Muskelgelenken oralwärts (nach oben und innen) gekrümmt; die Tentakelkrone würde dann geschlossen oder eingerollt. Als Antagonisten würden die auf der entgegengesetzten (dorsalen oder apicalen) Seite der Gelenke liegenden Fasermassen wirken, die durch Zugelasticität beim Erschlaffen der Muskeln die Arme strecken oder sogar dorsalwärts (nach unten) krümmen würden. Die Tentakelkrone würde dadurch entfaltet.

Dieser Ansicht stehen schwere Bedenken entgegen, von denen folgende die wichtigsten sind:

1) Die Ranken sind activ beweglich, oft sogar, z. B. bei Pentacrinus, beweglicher als die Arme, obschon in ihnen keine sogenannten Muskelgelenke vorkommen.

2) Wäre die citirte Auffassung richtig, so müssten die Crinoiden mit entfalteter Armkrone absterben, während doch das Gegentheil der Fall ist.

Die neueren Forscher sind nun zu der Ansicht gelangt, dass auch die vermeintlichen elastischen Fasermassen in den Syzygial- und Muskelgelenken in Wirklichkeit Muskeln seien, freilich von anderer histologischer Beschaffenheit, als die paarigen, ventralen Muskeln der Muskelgelenke.

Die Frage dürfte noch nicht erledigt sein.

e) Die Nervenkanäle der Arme und der Apicalkapsel (Fig. 708—711).

Die Skeletglieder der Arme (die Brachialia) sind von einem Axenkanal durchbohrt, der sich bis in die letzten Enden der Arme und bis in die Pinnulae fortsetzt. Wo sich die Arme in verschiedener Weise gabeln und verästeln, gabelt und verästelt sich auch der Axenkanal. Die Axenkanäle enthalten Nervenstränge und können deshalb passender Weise als Nervenkanäle bezeichnet werden. Sie setzen sich bis in die Basis der Apicalkapsel fort, indem sie die Radialia, Basalia, event. auch die Infrabasalia durchsetzen. So convergiren alle Nervenkanäle und somit auch die in ihnen verlaufenden Nervenstränge gegen den Apex des Kelches hin, wo entweder im Grunde der Apicalkapsel selbst (umschlossen von den Basalia, gestielte Crinoiden), oder eingeschlossen in das Centrodorsale (Comatuliden) das Centralorgan dieses Nervensystems liegt, welches in Gestalt eines Bechers oder einer Kapsel den sogenannten fünfkammerigen Sinus umgiebt. Von hier aus erstreckt sich dann der schon oben erwähnte Central- oder Nahrungskanal durch alle Glieder des Stieles und giebt Seitenäste in die Cirren ab.

Das System der Nervenstränge entspringt aus dem apicalen Centralorgan vermittelst 5 interradial gelagerter Anfangsstücke. Diese 5 Interradialstränge theilen sich entweder in den Basalia, oder erst in den Radialia gabelästig. In den Radialia verbindet sich jeder Ast eines Interradialstranges mit dem benachbarten Ast des benachbarten Inter-

radialstranges, und von dieser radial gelagerten Vereinigungsstelle nimmt der vom Radiale in die Costalia eintretende radiäre Nervenstrang seinen Ursprung, der sich dann, den Verzweigungen der Arme folgend, in die Armglieder fortsetzt. In dem Kranze der Radialia finden sich überdies in verschiedener Weise ringförmige Commissuren zwischen den vom Centralorgan ausstrahlenden Nervensträngen, deren Verlauf durch die folgenden Diagramme erläutert wird.

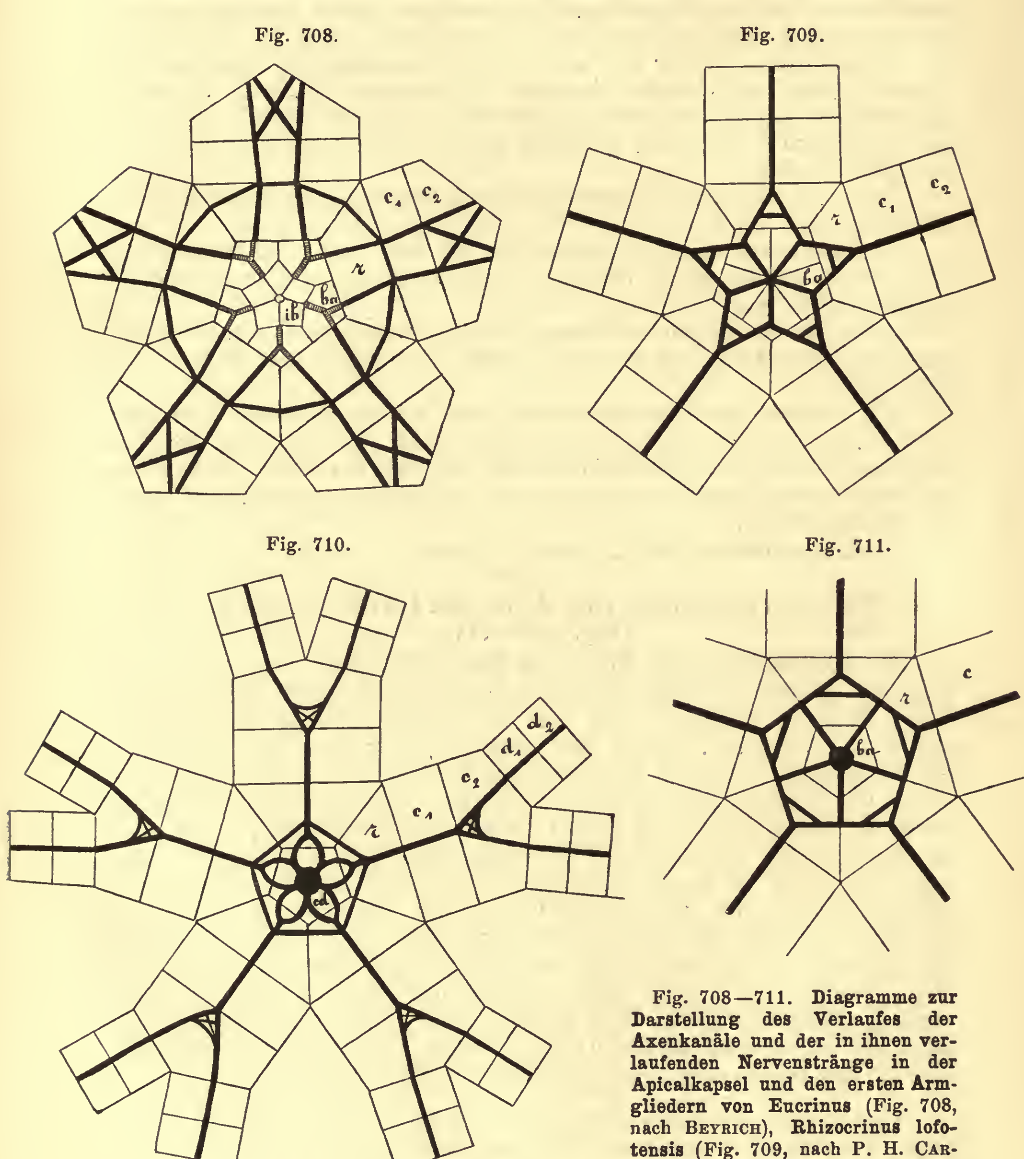


Fig. 708—711. Diagramme zur Darstellung des Verlaufes der Axenkanäle und der in ihnen verlaufenden Nervenstränge in der Apicalkapsel und den ersten Armgliedern von Eucrinus (Fig. 708, nach BEYRICH), **Rhizocrinus lofotensis** (Fig. 709, nach P. H. CARPENTER), **Antedon rosaceus** (Fig. 710) und **Bathycrinus aldrichianus** (Fig. 711, nach P. H. CARPENTER). In Fig. 708 ist der Anfang der ersten, interradialen Kanäle nicht dargestellt. Die in der Figur querschraffirten Strecken verlaufen oberflächlich an der Innenseite der Basalstücke.

Bei den Pentacriniden, Encriniden und Comatuliden ist bei der Theilung der Nervenstränge in den Costalia axillaria ein eigenthümliches, in den Diagrammen ebenfalls dargestelltes Chiasma nervorum brachialium nachgewiesen worden.

Bei Encrinus und nach den vorliegenden Angaben auch bei Pentacrinus sind die die Armglieder durchsetzenden Nervenstränge doppelt. Während sie aber bei Encrinus gesondert verlaufen und in doppelten gesonderten Kanälen eingeschlossen sind, liegen sie bei Pentacrinus in einem gemeinsamen Kanale.

Zahlreiche paläozoische Crinoiden, vor allem die Camerata (mit Ausnahme der Crotalocrinoiden) scheinen der Nervenkanäle zu entbehren.

f) Die Wasserporen.

Bei den Canaliculaten (z. B. Pentacrinus, Antedon, Actinometra) ist die Kelchdecke, mag sie nackt oder getäfelt sein, von sogenannten Wasserporen durchsetzt, über deren Bedeutung später ausführlicher gesprochen werden soll.

Ist die Kelchdecke getäfelt, so sind viele oder alle Plättchen der Interambulacralfelder von solchen Poren durchbohrt. Die Plättchen können von einem Porus oder von mehreren durchlöchert sein. Bei Pentacrinus decorus kommen bis 20 Poren auf ein Plättchen. Die Gesammtzahl der Poren schwankt bei den verschiedenen Arten und Gattungen innerhalb grosser Grenzen. Bei Antedon rosacea wurde sie auf 1500 geschätzt, und bei anderen Formen mag sie noch grösser sein. Gewöhnlich sind die Poren auf die Kelchdecke beschränkt, wo sie im hinteren Interradius am spärlichsten sind. Doch können sie auch am Rande des Kelches zwischen der Basis der Arme vorkommen, und in der Gattung Actinometra, wo sie vorwiegend in der Nähe der Ambulacralfurchen entwickelt sind, wurden sie sogar gelegentlich auch auf den untersten Pinnulae, ja sogar auf Pinnulae in der Mitte oder gegen das Ende der Arme zu beobachtet.

Bei Rhizocrinus findet sich in jedem Interradius der Kelchdecke nur ein Wasserporus, welcher die Oralplatte durchsetzt. Bei Hyocrinus ist die anale Oralplatte von 2 Poren durchsetzt; auf den übrigen Oralplatten kann ein Porus vorkommen oder fehlen. Ausserdem kommen bei dieser Gattung 2—7 Poren in den Plättchen der Interambulacralfelder vor, welche zwischen der Oralpyramide und dem Kelchrand liegen, mit Ausnahme des hinteren Interambulacralfeldes, wo sie fehlen.

Ob Poren, welche bei gewissen Camarata (Actinocrinidae, Melocrinidae, Rhodocrinidae) am Kelchrand und zwar an der Basis der Arme (diesen der Zahl nach entsprechend) vorkommen, den eben erwähnten Wasserporen entsprechen, lässt sich nicht sicher entscheiden. Das Gleiche gilt für die schlitzförmigen Poren, welche den Rand der Platten des Ventralsackes der Inadunata fistulata (den Suturen entlang) durchsetzen und für die Poren, welche bei den Inadunata larviformia sich den Armfurchen entlang vorfinden. Diese Poren mögen hier und da mit Hydrospiren (siehe Blastoideen, Cystideen) in Zusammenhang gestanden haben.

VI. Blastoidea.

Ein Theil des perisomatischen Panzers der Blastoideen ist schon bei Gelegenheit der Besprechung des apicalen Plattensystems dieser Thiere behandelt worden. Es handelt sich um die 5 Interradial-

stücke oder Deltoidtafeln, welche, interradial gelagert, die Mundgegend (das Peristom) strahlenförmig umstellen (Fig. 712_3). Diese Deltoidtafeln bilden keinen geschlossenen Kranz, d. h. sie stossen mit ihren Seitenrändern nicht aneinander, sind vielmehr durch die proximalen Theile der fünf Ambulacra von einander getrennt.

Bei der Darstellung des übrigen perisomatischen Skeletes — es handelt sich dabei, abgesehen vom Stiel, ausschliesslich um das Skelet der Ambulacren — empfiehlt es sich, einzelne Typen herauszugreifen.

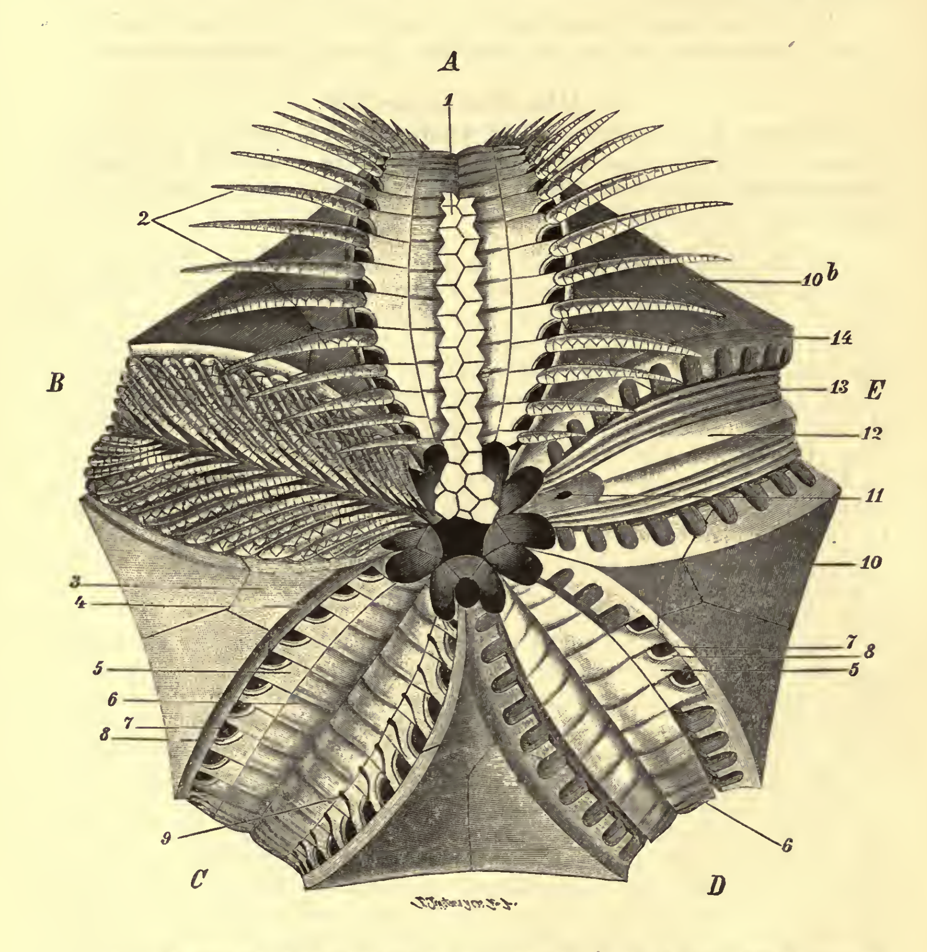


Fig. 712. **Schematische Darstellung der Organisation eines Pentremites** (Original). *A*, *B*, *C*, *D*, *E* die 5 Ambulacra. *A* Ambulacrum mit **Deckstückchen** (1) und entfalteten **Pinnulae** (2), *B* Ambulacrum mit niedergelegten Pinnulae, *C* Ambulacrum nach Wegnahme der Pinnulae und Deckplättchen, *D*, hier sind ferner die Seitenstücke und Nebenseitenstücke (mit Ausnahme von dreien), und im Ambulacrum *E* auch das Lanzettstück entfernt. Man sieht im Centrum den Mund und im Umkreise desselben die Spiracula, im hinteren Interradius den After. 1 Deckstückchen, 2 Pinnulae, 3 Deltoidstücke, 4 deren abgeschrägter Ambulacralrand, 5 Seitenstücke, 6 Lanzettstück, 7 Poren, 8 Nebenseitenstücke, 9 Furche auf den Seitenstücken von unbekannter Bedeutung, 10 Radialia = Gabelstücke, 11 Oeffnung des Ambulacralkanals, 12 Unterlanzettstück, 13 Hydrospirenröhren.

a) Das Ambulacralskelet.

1) Pentremites. Fig. 644, p. 900, zeigt uns einen Vertreter dieser Gattung im Profil, Fig. 712 von der Oralseite. Die 5 Ambulacralbezirke, kurzweg Ambulacra genannt, bilden zusammen eine das Peristom umstellende fünfblätterige Rosette (Fig. 712 *A*, *B*, *C*, *D*, *E*). Sie sind von einander im Umkreis des Peristoms getrennt durch die 5 (interradialen) Deltoidplatten (3). In seinem grösseren distalen Theile wird ferner jedes Ambulacrum eingefasst von den beiden Schenkeln der (radialen) Gabelstücke (Radialia) (10, 10*b*).

Die Ambulacren erstrecken sich am ei- oder birnförmigen Körper bis zum Aequator oder darüber hinaus gegen den Apicalpol hin.

Das Skelet eines jeden Ambulacrums besteht in seiner completesten Ausstattung aus folgenden Theilen:

a) einem Lanzettstück,
b) einem Unterlanzettstück,
c) zwei Reihen von Seitenplatten,
d) zwei Reihen von Nebenseitenplatten,
e) zwei Reihen von Pinnulae,
f) zwei Gruppen von Hydrospirenröhren,
g) einer Doppelreihe von Deckstücken.

Wir wollen zunächst die Deckstücke, die selten erhalten sind, ausser Acht lassen. In der Mitte eines jeden Ambulacrums liegt ein Skeletstück, das ungefähr halb so breit ist, wie das Ambulacrum selbst, und annähernd dieselbe Form hat wie dieses. Es ist das sogenannte Lanzettstück (Fig. 712, 6). Auf seiner äusseren, d. h. oralen Oberfläche zeigt dasselbe eine mehr oder weniger tiefe Längsfurche, von welcher alternirend nach rechts und links Seitenfurchen abgehen. Dieser Längsfurche auf den Lanzettstücken wird allgemein dieselbe Bedeutung zugeschrieben, wie den Nahrungsfurchen auf der Kelchdecke und den Armen der Crinoiden. Jedes Lanzettstück wird der Länge nach von einem Kanale, dem sogenannten Ambulacralkanal, durchsetzt.

Der Raum jederseits zwischen dem Lanzettstück in der Mitte und dem Seitenrand des Ambulacrums, welcher letztere von dem abgeschrägten Rande eines Deltoidstückes und demjenigen eines Astes eines Gabelstückes (Radiale) gebildet wird, wird eingenommen a) von einer Längsreihe grösserer Seitenstücke (5) und b) einer Längsreihe kleinerer Nebenseitenstücke (8). Die Zahl der Seitenstücke und Nebenseitenstücke entspricht der Zahl der Seitenzweige der Ambulacralfurche auf jeder Seite des Lanzettstückes. Jedes Seitenstück besteht aus einem schmalen, gegen den Rand des Ambulacrums gerichteten und einem breiten, an das Lanzettstück anstossenden Theil. Mit ihren breiten Theilen stossen die aufeinander folgenden Seitenstücke einer Längsreihe aneinander; zwischen den schmalen Abschnitten der aufeinander folgenden Seitenstücke aber bleiben Zwischenräume, in denen je ein Nebenseitenstück und ein Hydrospirenporus (7) liegt, der in die Tiefe, nämlich zu den unter dem Ambulacrum liegenden Hydrospirenröhren führt. Hydrospirenporen, Nebenseitenstücke und schmale Abschnitte der Seitenstücke wechseln in der Längsreihe, in der sie angeordnet sind, regelmässig mit einander ab.

Der Rand eines jeden Ambulacralfeldes trägt dünne, lange, gegliederte Anhänge, die Pinnulae (2), die mit den gleichnamigen Gebilden der Crinoiden verglichen werden.

Die Pinnulae sind nur selten erhalten und sind dann von beiden Seiten her oralwärts auf das Ambulacralfeld niedergesenkt (Ambulacrum *B* der Fig. 712). Es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, dass sie aufgerichtet und entfaltet werden konnten (Ambulacrum *A*). Die Zahl der Pinnulae entspricht der Zahl der Seitenstücke einer Längsreihe, somit auch der Zahl der Nebenseitenstücke und derjenigen der Hydrospirenporen. Die Ansatzstellen der Pinnulae liegen zwischen den aufeinander folgenden Hydrospirenporen. Jede Pinnula besteht aus einer grösseren Anzahl von Skeletstücken, die nahe der Basis alternirend in zwei Reihen, im Uebrigen in einer Reihe angeordnet sind.

Entfernt man das Lanzettstück eines Ambulacrums (*E* in Fig. 712), so tritt das seiner Unterseite dicht anliegende kleinere und dünne Unterlanzettstück (12) zu Tage.

Dieses hat eine ähnliche Gestalt wie das Lanzettstück. Entfernt man die Pinnulae, die Seitenstücke und die Nebenseitenstücke, so sieht man die gegen den Boden des Ambulacrums zu abgeschrägten Ränder der das Ambulacrum einfassenden Platten (Deltoidstücke, Schenkel der Gabelstücke). Der abgeschrägte Rand dieser Stücke zeigt eine Längsreihe von queren Leisten, die mit Vertiefungen abwecheln, in welche die schmalen äusseren Abschnitte der Seitenstücke hineinpassen. Jederseits zwischen dem Unterlanzettstück und der abgeschrägten Seitenwand des Ambulacrums sieht man einige in der Längsrichtung des Ambulacrums verlaufende parallele Spalten und Falten der Hydrospirentaschen (13). Am centralen (gegen das Peristom zu gerichteten) Abschnitte des Ambulacrums stossen die (interradialen) Deltoidstücke in einer (radialen) Naht zusammen, in welcher eine Oeffnung, die Ambulacralöffnung (11) liegt, die in das Innere des Kelches führt. Durch diese Ambulacralöffnung hindurch setzt sich der das Lanzettstück der Länge nach durchsetzende Ambulacralkanal mit einem den Schlund umgebenden Ringkanal in Verbindung.

In nächster Nähe des Peristoms befinden sich 5 ansehnliche interradiale Oeffnungen, die sogenannten Spiracula. Jede Oeffnung führt in die Hydrospirentaschen hinein, derart, dass zwei Hälften von zwei benachbarten Ambulacralfeldern für ihre Hydrospirentaschen ein gemeinsames Spiraculum besitzen.

Jedes Spiraculum bildet eine Grube im centralen Theil des betreffenden Deltoidstückes und ist ausserdem begrenzt durch die proximalen Seitenstücke und durch das proximale Ende des Lanzettstückes. Bisweilen ist jedes Spiraculum durch eine vom Deltoidstück in dasselbe vorragende senkrechte, mediane Leiste (Septum) mehr oder weniger deutlich zweigetheilt. Im hinteren Interradins sind die Spiracula mit dem After combinirt.

Die Hydrospiren (Fig. 713) sind neben einander liegende Kalktaschen oder Kalkröhren.

Auf jedes Ambulacrum kommen zwei Gruppen solcher Kalktaschen, symmetrisch zu beiden Seiten seiner Mittellinie angeordnet. Die neben einander liegenden, in den Hohlraum des Kelches hinunter hängenden Hydrospirentaschen sind einander parallel und erstrecken sich vom distalen Ende des Ambulacrums bis zum proximalen und zwar bis zu dem betreffenden Spiraculum, durch welches sie nach aussen münden.

Ausserdem besitzt jede Hydrospirentasche eine sich in ihrer ganzen Länge erstreckende spaltförmige Oeffnung im Ambulacralfeld. Diese Hydrospirenfalten sind verborgen, sie liegen theilweise unter den Seitenstücken, theilweise unter dem Lanzettstücke. Nach Entfernung dieser Stücke haben wir sie schon oben zu Tage treten sehen. Der verborgene Hydrospirenkanal, in welchen jederseits die verschieden zahlreichen (3—9) Hydrospirentaschen mit ihren Hydrospirenspalten ausmünden, steht durch die schon anfangs erwähnten Hydrospirenporen mit der Aussenwelt in Verbindung.

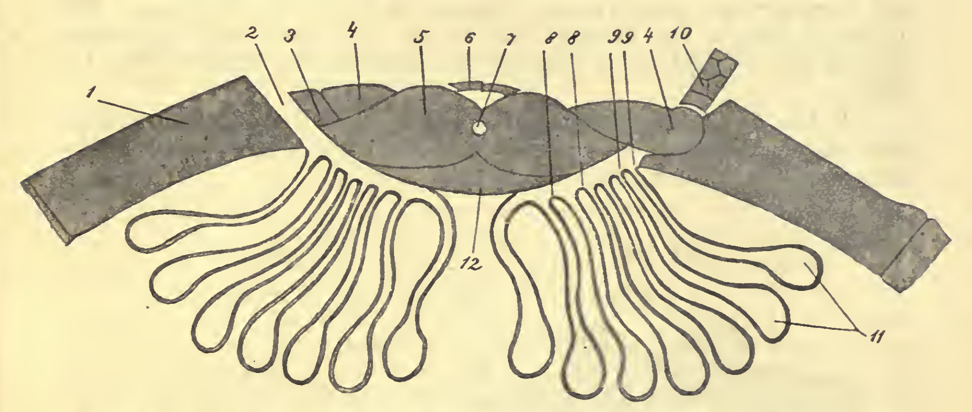


Fig. 713. Querschnitt durch ein Ambulacrum von Pentremites, schematisch. 1 Deltoidtafel event. Radialtafel, 2 Hydrospirenporus, 3 Nebenseitenstück, 4 Seitenstück, 5 Lanzettstück mit seinem Ambulacralkanal 7, 6 Deckstücke, 8 gemeinsamer Gang, in welchen bei 9 die Hydrospirentaschen (11) einmünden, 10 Basis einer Pinnula, 11 Hydrospirentaschen, 12 Unterlanzettstück.

Die Hydrospirentaschen oder Hydrospirenröhren haben also eine doppelte Communication mit der Aussenwelt, einmal durch die 5 oder 10 Spiracula im Umkreis des Mundes und dann durch die zahlreichen Hydrospirenporen an den Seitenrändern der Ambulacren.

Das Peristom war bei gewissen Arten überwölbt von einer Decke von meist unregelmässig angeordneten Deckstücken (Fig. 712, 1), in deren Mitte sich bisweilen 5 Oralia unterscheiden lassen. Die Deckstücke, die sich im Ganzen selten erhalten haben, setzen sich gelegentlich auch auf die Nahrungsfurchen der Ambulacren fort und sind hier alternirend in zwei Längsreihen angeordnet. Vielleicht konnten sie aufgerichtet und niedergesenkt werden, sonst könnte man nicht einsehen, wie die Nahrungsfurche mit ihren Seitenfurchen hätte functioniren können, es sei denn, dass die Seitenfurchen unter den Deckstücken hindurch mit der Hauptfurche in offener Communication standen. In seltenen Fällen erstreckten sich die Deckplatten sogar über die Spiracula hinweg.

2) Codaster (Fig. 646, p. 901). Hier sind die Verhältnisse ziemlich abweichend von den eben für Pentremites geschilderten. Die Nahrungsfurchen sind tief in die Lanzettstücke eingegraben. Die Lanzettstücke sind jederseits zur Aufnahme der Seitenplatten ausgehöhlt. Spiracula fehlen. Von den Hydrospirenschlitzen, die dem Ambulacrum parallel verlaufen, treten immer eine gewisse Anzahl seitlich vom Ambulacrum frei an der Kelchoberfläche zu Tage (Fig. 714). Die Hydrospirenschlitze kreuzen senkrecht die Nähte zwischen den Radial- und den Deltoidplatten.

Einer oder mehrere Hydrospirenschlitze können von den Seitenplättchen der Ambulacren bedeckt sein. An der dem After zugekehrten Seite der beiden hinteren Ambulacren fehlen die Hydrospirenschlitze vollständig.

3) Bei Orophocrinus (Typus: O. stelliformis, Fig. 647, p. 901) finden sich auf den Ambulacren keine Hydrospirenporen, dagegen Vertiefungen zwischen den aufeinander folgenden Seitenplatten, zur Aufnahme des Basaltheiles der Pinnulae. Die Hydrospirenschlitze liegen ganz verborgen in der Tiefe der Ambulacralsinusse, bedeckt von der Unterlanzettplatte. Die Spiracula hingegen, 10 an der Zahl, erscheinen als langgestreckte, geschwungene Schlitze zu Seiten der Ambulacra. Die beiden Spiracula des hinteren Interradius sind vom After gesondert. Ambulacren, wenigstens im Umkreis des Mundes, von Deckplättchen bedeckt.

4) Die Irregulares (Astrocrinus und Eleutherocrinus) sind vornehmlich durch die ganz abweichende Ausbildung eines der 4 Ambulacren ausgezeichnet (Fig. 715 u. 648, p. 901).

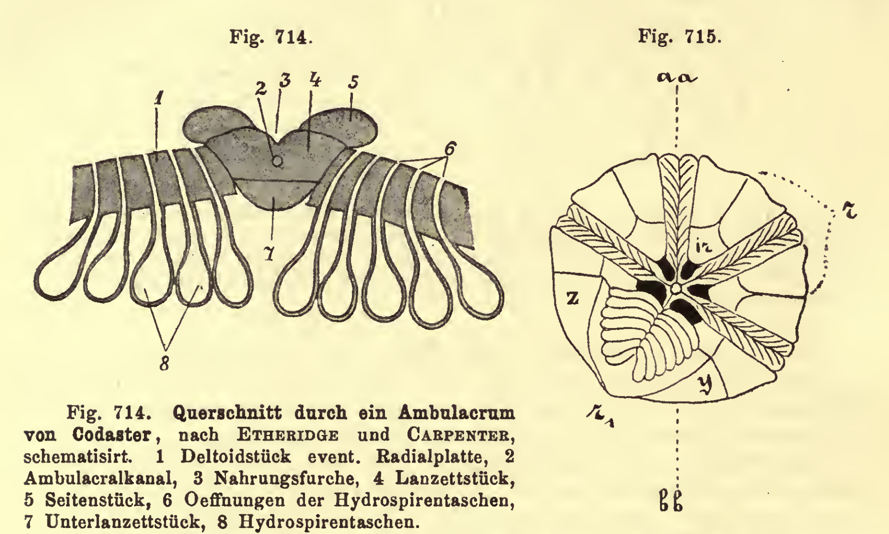


Fig. 714. **Querschnitt durch ein Ambulacrum von Codaster**, nach ETHERIDGE und CARPENTER, schematisirt. 1 Deltoidstück event. Radialplatte, 2 Ambulacralkanal, 3 Nahrungsfurche, 4 Lanzettstück, 5 Seitenstück, 6 Oeffnungen der Hydrospirentaschen, 7 Unterlanzettstück, 8 Hydrospirentaschen.

Fig. 715. **Eleutherocrinus Cassedeyi**, von der Oralseite, nach ETHERIDGE und CARPENTER. *aa—bb* Die Axe, welche durch Mund und After geht, *r* Radialia, *ir* Interradialia, r_1 das Radiale des abweichend gestalteten Ambulacrums, *z* und *y* die beiden grösseren Basalia.

Die Bündel von Hydrospirenröhren oder Hydrospirentaschen der Blastoideen sind mit den „Bursae“ der Ophiuriden verglichen worden. Sie sollen, wie diese letzteren, zur Athmung und zur Entleerung der Geschlechtsproducte gedient haben. Die Aehnlichkeit der Ausmündung (Spiracula, Bursalspalten) tritt besonders bei einem Vergleiche von Orophocrinus mit einem Ophiuriden hervor.

Auffallend ist, dass die Untersuchung der fossilen Skelettheile der Blastoideen nichts ergeben hat, was auf das Vorhandensein von Ambulacralanhängen hätte schliessen lassen können.

b) Der Stiel.

Mit Ausnahme der Gattungen Pentephyllum, Eleutherocrinus und Astrocrinus, welche — wenigstens im allein bekannten erwachsenen Zustande — stiellos waren, waren die Blastoideen durch einen gegliederten, rankenlosen Stiel am Untergrunde befestigt (Fig. 645, p. 901).

VII. Cystoidea.

Das Studium des Skeletes dieser alten, auf die paläozoische Zeit beschränkten Klasse bietet kein sehr grosses vergleichend-anatomisches Interesse. Die Klasse enthält sehr heterogene Gruppen, deren Organisation aus dem allein erhaltenen Skelet nur sehr wenig verständlich wird. Man kann vielleicht nach dem Skeletbau zwei Hauptgruppen herausschälen: die Cystocrinoiden, deren Skelet aus relativ wenigen, bestimmt angeordneten Platten besteht — diese schliessen sich mit einigen Formen an die Crinoiden an — und die Eucystoideen, deren Skelet aus einer sehr grossen Anzahl von Platten zusammengesetzt ist, die keine bestimmte, erkennbare Anordnung zeigen.

Charakteristisch für die meisten Cystoideen ist, dass alle oder einige Platten ihres Skeletes in verschiedener Weise von Poren durchbohrt sind, die aber niemals eine Communication des Kelchinnern mit der Aussenwelt herzustellen scheinen. Die Deutung dieser Poren ist eine schwierige. Zum Durchtritte von Ambulacralfüsschen konnten sie nicht dienen, denn die Porenkanäle stehen, wie gesagt, nicht in directer Verbindung mit dem Kelchinneren. Man nimmt jetzt ziemlich allgemein an, dass sie, indem sie von Wasser durchspült wurden, zur Athmung dienten. Man kann folgende Hauptformen von Poren unterscheiden:

1) Zerstreute einfache Poren.

2) Zerstreute Doppelporen (je 2 Poren kommen immer paarweise vereinigt vor) (Fig. 641, p. 900).

3) Zu Rautenfiguren angeordnete Doppelporen. Hier finden sich die beiden Poren eines Doppelporus auf zwei benachbarten Täfelchen, und beide sind durch eine Furche oder einen Kanal verbunden, welcher bald an der Aussen-, bald an der Innenseite der Täfelchen verläuft. Dieser Kanal oder diese Furche steht senkrecht auf der zwei aneinander stossende Täfelchen trennenden Naht, und die Naht selbst in einer Diagonale der durch die Poren gebildeten Raute. Solche Porenrauten können auf allen Tafeln der Schale eines Cystoiden vorkommen oder vereinzelt liegen. In letzterem Falle sind die beiden Hälften einer Porenraute nicht selten durch einen glatten Zwischenbezirk gesondert.

Bei der Schwierigkeit oder Unmöglichkeit, das perisomatische Skelet der Cystoideen zusammenfassend darzustellen, empfiehlt es sich, einige der besser bekannten Formen herauszugreifen und für sich zu behandeln.

Cystocrinoidea.

Porocrinus ist eine Form, welche sich von einem einfachen Crinoiden aus der Abtheilung der Inadunata wesentlich nur durch das Vorhandensein der Porenrauten unterscheidet.

Caryocrinus. Der Kelch ist fast birnförmig und wird von einem langen, von einem weiten Axenkanal durchzogenen Stiel getragen. Am Rande des Kelches erheben sich 6—13 dünne, gegliederte, einzeilige, an ihrer oralen Seite mit einer Furche ausgestattete Arme. Die sechsstrahlig gebaute Apicalkapsel besteht mit Ausnahme von 2 interradial im Kranze der Radialia gelegenen Stücken ausschliesslich aus den früher schon geschilderten Platten des Apicalsystems (4 Infrabasalia, 6 Basalia, 6 Radialia). Die Kelchdecke ist von einer grösseren Anzahl von Platten gebildet, in deren Mitte 6 Oralia in der schon früher besprochenen charakteristischen Anordnung den Mund vollständig bedecken. Die Ambulacralfurchen sind von aussen nicht sichtbar. Eine excentrisch gelegene, von einer aus 6 dreieckigen Stücken gebildeten Pyramide überdachte Oeffnung wird als After betrachtet. Die Porenrauten finden sich auf allen Platten der Apicalkapsel, aber nur auf diesen. Die beiden Poren eines Doppelporus sind auf der Innenseite der Platten durch eine Röhre verbunden.

Echinoencrinus. Der annähernd eiförmige Kelch besteht aus den schon früher beschriebenen Platten des Apicalsystems, die fünfstrahlig angeordnet sind (4 Infrabasalia, 5 Basalia, 5 Radialia) und 5 weiteren sich an den Kranz der Radialia anschliessenden und sich theilweise zwischen sie hineinschiebenden perisomatischen Tafeln. An dem oralen Pole findet sich eine Vertiefung, in deren Umkreise kurze einzeilige Tentakel sich erheben, und in deren Mitte die sternförmige Mundöffnung liegt. Die Afteröffnung ist über den Aequator des Kelches apicalwärts hinausgerückt und liegt rechts hinten über den Basalia. Es sind 3 Porenrauten entwickelt, über deren Lage die Figur Aufschluss giebt (Fig. 677, p. 920). Der Kelch wird von einem kurzen, dicken Stiel getragen, dessen Glieder von einem weiten Kanal durchbohrt sind.

Cystoblastus (Fig. 640 u. 640*a*, p. 899) zeigt eine gewisse Aehnlichkeit mit den Blastoideen. Der eiförmige bis kugelige Kelch besteht aus 16 Platten und den Ambulacren. Von den 16 in 4 Ringen angeordneten Platten gehören 14 zum Apicalsystem (4 Infrabasalia, 5 Basalia und 5 Radialia). Die Radialia erinnern ganz an die Radialia (Gabelstücke) der Blastoideen. Ein jedes Radiale umfasst mit seinen zwei Schenkeln ein Ambulacrum. Zwischen zwei benachbarte Radialia schiebt sich in 4 Interradien eine lanzettförmige, in der Mitte gekielte Platte ein, welche an die Deltoidstücke der Blastoideen erinnert. In einem Interradius fehlt diese Platte, so dass hier die beiden benachbarten Radialia aneinander stossen. In der Mitte der Rosette der 5 Ambulacren liegt der Mund, und von diesem geht für jedes Ambulacrum eine Rinne ab, welche dieses der Länge nach durchzieht und es in 2 seitliche Hälften theilt. Von der Hauptrinne eines jeden Ambulacrums gehen alternirend Seitenrinnen ab, die in deutlichen Gruben endigen (Poren? Gruben zur Aufnahme von Pinnulae?). An der Basis des Kelches finden sich 2 Porenrauten (vergl. Fig. 676). Es erscheinen ferner die Schenkel der Radialia durch zahlreiche, parallele Porenspalten quergestreift, und eine ähnliche Querstreifung kommt auch jederseits der Rippe auf den 4 Deltoidstücken vor. (Sollte sich die Sache vielleicht in Wirklichkeit nicht so verhalten, dass je 2 benachbarte, aber zu verschiedenen Platten gehörende Reihen von Porenschlitzen zusammen eine Art Porenraute bilden?) Eine grössere Oeffnung in der halben Höhe des Kelches wird als Afteröffnung, eine kleinere in einem Winkel zwischen 2 Ambulacren gelegene als Oeffnung des Wassergefässsystems betrachtet. Doch ist diese Deutung eine ganz

unsichere. Arme unbekannt; Stiel unbekannt, doch war ein solcher vorhanden, denn die vertiefte Ansatzstelle für denselben am Apex lässt sich leicht erkennen.

Eucystoidea.

Protocrinus (Fig. 641, p. 900). Der Kelch ist ungestielt mit etwas abgeflachter Apicalseite, sonst annähernd kuglig. Er besteht aus zahlreichen fünf- oder sechseckigen gewölbten Täfelchen, von denen ein jedes mit mehreren Doppelporen ausgestattet ist. Am Oralpole die Mundöffnung, von welcher 5 lange Ambulacralfurchen ausstrahlen, die hier und da kurze Seitenfurchen abgeben. Am Ende einer jeden Seitenfurche eine Grube auf einer Erhöhung. An diesen Stellen waren vielleicht kleine Arme oder Pinnulae eingelenkt. Die Ambulacralfurchen und der Mund mit Deckplättchen bedeckt. Excentrisch in einem Interradius der von einer Klappenpyramide überwölbte After. Zwischen After und Mund eine kleine dritte Oeffnung. Verwandt die gestielte Gattung Glyptosphaerites.

Orocystis (Fig. 642, p. 900). Der annähernd eiförmige Körper ist mit ziemlich zahlreichen, meist sechseckigen Platten gepanzert, welche alle mit Porenrauten ausgestattet sind. (Die Poren auf Höckern, deren Anordnung die Figur zeigt.) Ein Stiel war vorhanden, doch ist er nie im Zusammenhang mit dem Körper angetroffen worden. An der Oralseite des Körpers 2 auf kaminförmigen Erhöhungen liegende Hauptöffnungen: Mund und After, daneben eine dritte Oeffnung. Die Umgebung des Mundes ist nie intact erhalten; wahrscheinlich war der Mund von wenigen Tentakeln umstellt. Bei der im Untersilur sehr häufigen Gattung Echinosphaera ist die kuglige Schale von einer grossen Anzahl fünf- oder sechseckiger Täfelchen gebildet, welche alle Porenrauten aufweisen. In jeder Porenraute sind die zwei auf beiden Seiten einer 2 Täfelchen trennenden Naht einander gegenüberliegenden Poren durch eine Röhre verbunden. Mundöffnung auf einer kamin- oder kegelförmigen Erhöhung, von 2—4 bald kurzen, bald langen Armen umstellt. In einiger Entfernung vom Mundkegel der von einer Klappenpyramide bedeckte After. Zwischen Mund und After, doch abseits, eine dritte kleinere Oeffnung. Bei Aristocystis kommen zwischen Mund und After zwei kleinere Oeffnungen vor, von denen die eine, näher beim After gelegene, vielleicht die Geschlechtsöffnung darstellt, welche bei anderen Cystideen möglicherweise mit dem After combinirt ist. Bei Ascocystis ist der offenbar mit zahlreichen Plättchen gepanzerte Körper schlauchförmig verlängert, am zugespitzten Apicalpol mittelst eines Stieles befestigt, an der Oralseite abgestutzt und hier rings um die Oralscheibe mit bis 25 zweizeiligen ungetheilten Armen ausgestattet. Die Structur der von den Armen umstellten Scheibe lässt sich zur Zeit noch nicht sicher deuten.

Mesites. Körper kuglig, wahrscheinlich gestielt. Die Schale besteht aus zahlreichen mit Doppelporen ausgestatteten Täfelchen, die keine erkennbare Anordnung zeigen. Vom Mundpole verlaufen 5 Furchen in Meridianen bis gegen den Apicalpol. Jede Furche ist von einer zusammenschliessenden Doppelreihe von Plättchen, sogenannten Ambulacralplättchen bedeckt und so zu einem geschlossenen Kanal umgewandelt. Zwischen den aufeinander folgenden Plättchen finden sich Poren, die in den Kanal führen, und auf ihnen lassen sich gelegentlich rundliche Stellen erkennen, die als Ansätze von Pinnulae gedeutet worden sind. In der

Mittellinie einer jeden Doppelreihe von Plättchen verläuft eine Rinne, welche in ihrer grössten Ausdehnung offen, am Mundpole aber von dachförmig aufgerichteten Täfelchen bedeckt ist.

Wir unterscheiden also in jedem Radius eine auf den Ambulacralplättchen verlaufende äussere Rinne und einen unter den Ambulacralplättchen und über den von Doppelporen durchsetzten Tafeln der Schale verlaufenden inneren Kanal (Fig. 716).



Fig. 716. Querschnitt durch ein Ambulacrum von Mesites.

In einem Interradius auf der oralen Seite des Körpers, näher dem einen Ambulacrum als dem anderen, liegt der durch eine Klappenpyramide verschliessbare After.

Mesites zeigt eine gewisse Aehnlichkeit mit Paläoechiniden. Indem man (willkürlich) annahm, dass in dem Kanale unter den Ambulacraltäfelchen ein Ambulacralgefäss verlief und dass durch die Poren zwischen den Ambulacralplättchen Ambulacralfüsschen hervortraten, betonte man die Uebereinstimmung, die darin liegen würde, dass bei den Seeigeln und Mesites die radiären Wassergefässstämme auf der Innenseite der Ambulacralplatten verlaufen. Aber es ist 1) ganz unsicher, dass das Ambulacralgefäss wirklich in diesem Kanale lag und nicht in der äusseren Rinne, 2) treten die Ambulacralfüsschen bei den Seeigeln d u r c h die Ambulacralplatten hindurch und nicht zwischen ihnen, wie bei M e s i t e s, und 3) ist es durchaus nicht sicher, dass die betreffenden Poren bei Mesites wirklich zum Durchtritte von Ambulacralfüsschen dienten.

A g e l a c r i n u s (Fig. 643, p. 900). Der Körper hat die Gestalt einer mehr oder weniger flachen, runden Scheibe, die auf einem festen Gegenstand (z. B. einer Brachiopodenschale) festsitzt. Die Schale wird aus zahlreichen, unregelmässig angeordneten, schuppenförmigen Plättchen gebildet, die einander mehr oder minder dachziegelförmig berühren. In der Mitte der freien Seite (der Oralseite) der Scheibe liegt der von Täfelchen bedeckte Mund, von dem 5 gebogene, von Doppelreihen alternirender Plättchen bedeckte Ambulacralfurchen ausstrahlen. Die Plättchen einer Doppelreihe bilden ein über das Niveau der Scheibe sich erhebendes Gewölbe, und zwischen ihnen wurden gelegentlich Oeffnungen beobachtet, von denen man vermuthete, dass sie zum Durchtritte von Ambulacralfüsschen dienten. In einem Interradius, zwischen 2 ringförmig convergirenden Ambulacren, liegt die von einer Klappenpyramide überwölbte Analöffnung.

Wie Mesites als eine mit den Stammformen der Echinoiden nahe verwandte Cystideenform betrachtet wurde, so sollte Agelacrinus (und die verwandte Gattung E d r i o a s t e r) der Wurzel der Seesterne nicht ferne stehen. Allein es erscheint kaum denkbar, dass aus dem jedenfalls fast starren Skelet des festsitzenden, scheibenförmigen Agelacrinus das reich gegliederte und bewegliche eines Seesternes hervorgehen konnte. Bei den Seesternen treten nicht die Saugfüsschen, sondern die Verbindungskanäle mit den Ampullen zwischen den Ambulacralstücken hindurch, und die radiären Wassergefässstämme liegen ausserhalb der letzteren. Man kann also die Doppelreihen von Deckplättchen bei Agelacrinus nicht mit den Doppelreihen von Ambulacralstücken der Seesterne vergleichen.

Zum Schlusse sei hier bemerkt, dass ähnliche Bildungen, wie die Porenrauten der Cystoideen, bei manchen namentlich fossilen Crinoiden und Echinoiden vorkommen. Es handelt sich um parallele Streifen auf den Skeletplatten, welche über die, 2 benachbarte Platten trennende, Naht quer hinweglaufen und zusammen eine Rautenfigur bilden. Bei Echinoideen (jungen Exemplaren und fossilen Formen) sind mit Vorliebe die Platten des Apicalsystems mit solchen Streifenrauten verziert.

D. Die Stacheln und ihre Umwandlungsproducte: die Sphäridien und Pedicellarien.

I. Die Stacheln.

Die Schale der Echinoideen, der Plattenpanzer der Asteroideen und Ophiuroideen trägt verschieden gestaltete, grosse oder kleine Stacheln oder Fortsätze in verschiedener Zahl und Anordnung. Die Kenntniss des Baues, der Gestalt, der Grösse und Anordnung dieser starren Fortsätze des Körpers, die Acanthologie, ist systematisch von Bedeutung. Es muss hierfür auf die grossen systematischen Hauptwerke verwiesen werden. Wir beschränken uns hier auf das Wichtigste.

a) Die Stacheln der Echinoideen, die wir zunächst nur als Skelettheile betrachten wollen, kommen bei allen Formen vor. Sie finden sich in bestimmter Anordnung auf der ganzen Schale, auf den Ambulacral- wie auf den Interambulacralplatten, doch auf letzteren gewöhnlich in grösserer Anzahl als auf den ersteren.

Die Stacheln sind gewöhnlich schlank und spitz, doch können sie auch (Hauptstacheln gewisser Cidariden) keulenförmig, eiförmig, plattenförmig, ruderförmig etc. sein oder in anderen Fällen das Aussehen feiner Borsten haben. Das Stachelskelet zeigt mikroskopisch dieselbe feine Gitterstructur, die alle Skeletstücke der Echinodermen auszeichnet. Quer- und Längsschliffe der Stacheln lassen specifische Ausbildungen: bestimmt angeordnete Verdichtungen und Lockerungen etc. dieser Gitterstructur erkennen, so dass die genaue Untersuchung der Structur eines isolirten Stachels unter Berücksichtigung gewisser Fehlerquellen zur Bestimmung der Art ausreichen kann. Die Stacheln sind meist massiv, seltener (z. B. bei den Scutelliden) hohl.

Die Echinoidenstacheln sind gelenkig und beweglich mit der Schale verbunden. Ein jeder Stachel sitzt auf einer warzenförmigen Erhöhung einer Schalenplatte, welche als Stachelwarze bezeichnet wird.

Grosse, kräftige Stacheln sitzen auf grossen, kleine auf kleinen Stachelwarzen, so dass man schon aus der Beobachtung der Stachelwarzen einer von Stacheln entblössten Seeigelschale einen Rückschluss auf die Beschaffenheit des Stachelkleides ziehen kann. So zeigen die Schalen der Clypeastriden und Spatangiden nur sehr kleine Stachelhöckerchen, und ihnen entsprechen die kleinen, unansehnlichen, borstenähnlichen Stacheln dieser Abtheilungen. Die regulären Seeigel haben kräftige Stacheln und ansehnliche Stachelwarzen, speciell bei den Cidaroiden kommen neben zahlreichen kleinen Stachelwärzchen, welche kleine Stacheln tragen, in den Interradien auffallend grosse Stachelwarzen in geringerer Anzahl vor, welche entweder sehr lange und starke oder kürzere, aber dann sehr massive Stacheln tragen (Fig. 717).

Die Stacheln zeigen meist irgend eine Ornamentirung (Rippen, Dornen etc.).

Zur Darstellung der verschiedenen Abschnitte, die man an einem Stachel und dem zugehörigen Theile der Schalenplatte unterscheiden kann, wähle ich einen Hauptstachel von Dorocidaris papillata (Fig. 718). Der Stachel besteht aus dem Schafte und dem Gelenkkopf, welcher letztere mit dem Stachelhöcker der Schalenplatte articulirt. Gegen den Gelenkkopf zu verjüngt sich der Schaft zum Halse, welcher selbst wieder vom Gelenkkopf durch eine vorspringende Ringleiste oder einen Ringwulst gesondert ist.

Fig. 717.



Fig. 718.

Fig. 717. Stück der Schalenoberfläche von Cidaris tribuloides Ag., aus der Nähe des Ambitus, zur Demonstration der Stachelhöcker und Ambulacralporen *ap*. *ia* Interambulacralplattenreihe, *am* Ambulacralplattenreihe.

Fig. 718. Grossstachel eines Cidariden. Schema, im Wesentlichen nach Prouho. 1 Rinde, 2 Mittelschicht, 3 Mark, 4 Hals, 5 Haut, 6 Gelenkkopf, 7 Axenband, 8 Muskelring, 9 Ringganglion, 10 ligamentöse Hülse, 11 Stachelhöcker der Schale, 12 Schale.

Der Stachelhöcker der Schalenplatte sitzt auf der hügelförmigen Hervorwölbung eines runden Feldes mit glatter Oberfläche, das an seinem Rande von einem Ringe kleinerer Stachelhöcker umgeben ist, welche kleinere Stacheln und Pedicellarien tragen (Fig. 717).

Der Gelenkkopf zeigt an der Stelle, wo er der Stachelwarze aufsitzt, eine Grube, und eine ebensolche Grube findet sich auf der Mitte des Stachelhöckers selbst. In diesen aufeinander passenden Gruben verläuft ein aus elastischen Fasern bestehendes axiales Band, welches den Stachel mit der Stachelwarze verbindet und an seinen beiden Enden sich in der organischen Grundsubstanz des Stachels und des Stachelhöckers verliert.

Die Basis des Stachels ist von einer doppelten Faserhülse umgeben. Die innere Hülse besteht aus elastischen Fasern, die äussere aus Muskelfasern, welche zur Bewegung des Stachels auf dem Stachelhöcker dienen. Sowohl die elastischen als auch die Muskel-

fasern setzen sich einerseits an den Gelenkkopf des Stachels (unterhalb der Ringleiste), andererseits an den den Stachelhöcker umgebenden Hof der Schalenplatte und endigen in der organischen Grundsubstanz dieser Skelettheile.

Der Stachel ist von der Spitze bis gegen die Basis (bis zum Halse) von einer sehr harten und dichten Kalkschicht, der Rinde, bedeckt, welche der letzte Theil ist, der bei der Stachelentwickelung zur Ablagerung kommt und die Ornamentirung des Stachels bedingt.

Anfänglich überzieht die Körperhaut den ganzen Stachel, und das äussere Körperepithel ist auf dem Stachel mit Cilien ausgestattet. Wenn aber der Stachel seine definitive Grösse erreicht hat und die Rinde gebildet ist, stirbt die Haut auf dem von Rinde bedeckten Stacheltheile ab. Sie erhält sich nur um die Basis des Stachels herum.

Hier, etwa in der halben Höhe der Muskelhülse, liegt in der Tiefe des Epithels ein mit Ganglienzellen untermischter Nervenring, welcher rings um die Stachelbasis herum verläuft und die Stachelmuskeln innervirt.

Einen ähnlichen Bau wie den hier geschilderten besitzen alle Echinoidenstacheln, nur fehlt gewöhnlich die Grube am Gelenkkopf und auf der Stachelwarze und mit ihr das axiale Ligament.

Die kleinen Stacheln der Cidaroiden haben Schutzfunctionen. Sie umstellen die Afteröffnung, die Genitalöffnungen, die Poren der Radialia (Ocellarplatten); sie umstellen auf den Interambulacren in Form eines Palissadenringes die Basis der Hauptstacheln, sie sind in zwei Längsreihen auf den Ambulacren angeordnet. Sie können aufgerichtet werden und sie können sich über die zu schützende Stelle zusammenneigen. Die kleineren Stacheln besitzen keine Rinde und keinen Nervenring an der Basis. Sie sind immer von der wimpernden Haut überzogen, welche an der Stachelspitze Sinneshaare (Tasthaare) trägt. Jeder kleine Stachel trägt an seiner Basis und zwar an der von der zu schützenden Stelle abgekehrten Seite eine weissliche, durchsichtige, ampullenförmige Anschwellung, welche durch das Vorhandensein von Drüsenzellen im Epithel bedingt zu sein scheint. Vielleicht hat das Secret dieser Drüsenpolster giftige Eigenschaften.

Bei Centrostephanus longispinus kommen im Umkreis des Afters bestimmte lilafarbene kurze Stachelchen vor, welche bei dem lebenden Thiere beständig rotirende Bewegungen ausführen, so dass die Stachelspitze einen Kreis beschreibt. Im Epithel dieser Stacheln finden sich Sinneshügel, und an der Basis das charakteristische ringförmige Ganglion. Die Fasern der Muskelhülse sind quergetreift.

Bei Podocidaris giebt es, vornehmlich auf der Apicalseite der Schale, unbewegliche, nicht gelenkig abgesetzte Stacheln.

Die Giftstacheln von Asthenosoma urens (Echinothuride). Dieser Seeigel ist von Fischern und Tauchern sehr gefürchtet, weil das Berühren seines Körpers mit einem äusserst schmerzhaften Gefühl verbunden ist. Als Giftapparate wirken vor allem Stacheln, die am Ende zu einem glänzend blauen Köpfchen angeschwollen sind (Fig. 719). Die Giftstacheln sind in den Interambulacren zu regelmässigen Alleen angeordnet, kommen aber zerstreut auch an anderen Stellen der Larve vor. Die Axe des Giftstachels wird von einem in eine äusserst feine Spitze auslaufenden hohlen Kalkstift eingenommen, welcher in dem grössten Theil seiner Länge von in Längsreihen angeordneten Poren durchbrochen

ist, an der fein ausgezogenen Spitze aber nur einzelne wenige Poren oder Oesen aufweist. Das das Ende des Stachels umgebende Giftköpfchen enthält einen ziemlich weiten Giftbeutel. Dieser besitzt an der Spitze eine Oeffnung, durch welche der Stachel hervortreten kann. Das den Giftbeutel auskleidende Epithel setzt sich an dieser Oeffnung in das äussere Epithel des Giftköpfchens fort. Der Giftbeutel und der diesen durchsetzende Stacheltheil ist von heller Flüssigkeit erfüllt, in welcher Bläschen (Zellen und Zellenreste, die vom Beutelepithel geliefert werden) schwimmen. Der Giftbeutel und seine bindegewebige Hülle wird von einer mächtigen Muskelkapsel umgeben, deren meiste Fasern sich einerseits an den Giftbeutel, anderseits an den unter diesem liegenden Stacheltheil ansetzen. Bei der Contraction dieser Musculatur tritt die scharfe Stachelspitze aus der Oeffnung des zurückgezogenen Giftbeutels hervor. Vielleicht wird dabei das Gift durch die unteren Poren des im Giftbeutel liegenden Stacheltheils in den Stachel hineingepresst und aus den wenigen Poren der Stachelspitze herausgespritzt.

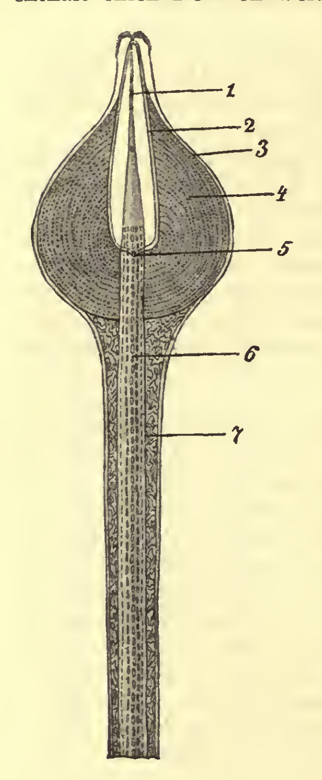


Fig. 719. Stachel mit Giftköpfchen von Asthenosoma urens, nach P. und F. Sarasin, Schema. 1 Oesen der Stachelspitze, 2 Giftbeutel, 3 Epithel des Giftköpfchens, 4 Muskeln des Giftköpfchens, 5 untere den Stachel durchsetzende Abschlussfascie des Giftköpfchens, 6 Porenlängsreihen des Stachelschaftes 7.

Auf den Fasciolen der Spatangiden, deren Verlauf schon früher beschrieben wurde, finden sich überaus zahlreiche, sehr kleine, körnchenförmige Stachelwärzchen, welche kleine, bald gelenkig abgesetzte, bald unbeweglich verbundene, borstenförmige, am Ende verdickte Stachelchen tragen. Diese Clavulae sind von einer wimpernden Haut überzogen, welche sehr wahrscheinlich Sinneszellen enthält.

b) Die Stacheln der Asteroideen. Auch der Körper der Asteroideen ist gewöhnlich mit Stacheln und Papillen bedeckt. Die Gestalt und Anordnung dieser Gebilde ist eine so mannigfaltige, dass wir hier auf eine eingehendere Darstellung verzichten und auf die systematischen Hauptwerke verweisen müssen, um so mehr, als der feinere Bau der in Frage stehenden Theile noch fast unbekannt ist und wir über das allfällige Vorkommen von Sinnesorganen und Drüsen so gut wie gar nicht orientirt sind.

Die Stacheln sind häufig mit den Skeletstücken der Körperwand, auf denen sie sich erheben, fest verbunden. Am constantesten treten Stacheln am Rande der Ambulacralfurchen auf, diese Furche wie ein Palissadenzaun einfassend. Sie sind nicht selten beweglich: sie können sich aufrichten, und sie können sich schützend auf die Ambulacralfurche niederlegen (Fig. 624).

Für viele Phanerozonier, besonders die Astropectiniden sind

kurze, dem Integument aufsitzende, Kalksäulchen charakteristisch, welche auf ihrem Endplateau eine gewöhnlich kreisrunde Gruppe dichtgedrängter kleiner Stachelchen, Höcker oder Papillen tragen. Man nennt diese Gebilde Paxillen (Fig. 690 *p*).

Stacheln der Ophiuriden. Bei den Ophiuriden sind es vornehmlich oder ausschliesslich die Seitenschilder, welche in der schon auf p. 944 besprochenen Weise Stacheln tragen.

Diese sind meist ansehnlich, schlank, spitz auslaufend, gelegentlich bedornt. Keulenförmige Stacheln kommen neben den gewöhnlichen bei den Gattungen Ophiomastix, Astroschema und Ophiocreas vor. Ueber dem Ende dieser Stacheln ist das Epithel verdickt und enthält Drüsen- und Sinneszellen. Bei Ophiopteron elegans finden sich auf der Rückenseite der Scheibe zahlreiche Stachelchen von eigenthümlichem Bau. Ein kurzer Stiel spaltet sich in 6 lange, spitz auslaufende Stacheläste, die durch eine dünne, weiche Membran so verbunden sind, dass eine Art Trichter entsteht. Das ganze Gebilde erinnert einigermaassen an einen umgeklappten Regenschirm. Bei derselben Art trägt jedes Seitenschild neben einem Haken und einem bedornten Stachel 10 lange, schanke, in einer am Arme von der Bauchseite zur Rückenseite emporsteigenden Reihe angeordnete Stacheln, die derart durch eine dünne, durchscheinende Membran verbunden sind, dass eine Art Flosse zu Stande kommt (Fig. 720). An den ersten drei freien Armgliedern geht die Flosse der einen Armseite auf dem Rücken continuirlich in die Flosse der gegenüberliegenden Armseite über. Die Vermuthung ist wohl sehr gerechtfertigt, dass die Thiere vermittelst der ansehnlichen Flossen an den Armen sich schwimmend fortbewegen können.

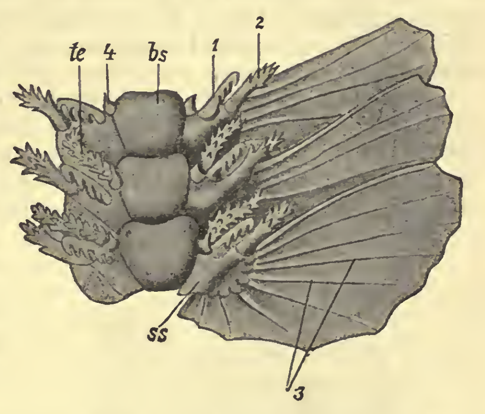


Fig. 720. **Drei Armglieder von Ophiopteron elegans, aus dem mittleren Abschnitt der Arme, von der Unterseite, nach Ludwig.** *bs* **Bauchschilder,** *te* **Tentakel,** *ss* **Seitenschilder, 1 Haken, 2 bedornter Stachel, 3 Stützstäbe der Flossen.**

Die Gattungen Ophiotholia und Ophiohelus sind ausgezeichnet durch eigenthümliche regenschirmförmige Stachelchen. Diese sitzen entweder in Gruppen nahe der Basis der gewöhnlichen Armstacheln, wie bei Ophiotholia, wo sie erst in einiger Entfernung von der Scheibe auftreten, oder sie ersetzen gegen das Ende der Arme zu die gewöhnlichen Stacheln, wie bei Ophiohelus. Ein an der Basis knopfförmig verdickter, gelenkig einer Warze aufsitzender Stiel trägt an der Spitze einen Kranz zurückgebogener Stachelchen, welcher im Leben von einer gemeinsamen Haut überzogen ist.

Was im Uebrigen die Function der Stacheln der Echinodermen anbetrifft, so ist ihre Hauptleistung als Schutzorgane des Körpers ohne weiteres einleuchtend, zumal wenn sie mit Giftdrüsen ausgerüstet sind.

Auf Reize hin richten sich die Stacheln auf. Bei dem sehr lichtempfindlichen Diadema setosum wenden sich die langen Stacheln drohend gegen die Hand hin, die sich, von welcher Seite auch immer, nähert. Im Uebrigen dienen aber die Stacheln der meisten Seeigel, indem sie sich in coordinirter Weise bewegen, mit zur Locomotion. Dies ist z. B. für die Cidariden, für Arbacia, Echinus und Spatangus direct festgestellt. Bei den ersteren sind wohl die langen Stacheln (die Hauptstacheln) die hauptsächlichen oder die ausschliesslichen Bewegungsorgane, welche von den Thieren wie Stelzen benutzt werden. Viele Seeigel (z. B. Dorocidaris, Arbacia, Spatangus) können sich mit Hilfe ihrer Stacheln wieder umdrehen, wenn sie auf den Rücken gelegt worden sind. Es ist ferner sichergestellt, dass die Stacheln zum Erfassen der Beute und zur Weiterbeförderung derselben gegen den Mund dienen können. Mehrere Stacheln neigen sich mit ihrer Spitze gegen den Bissen, erfassen ihn und übergeben ihn der nächstbenachbarten oralwärts gelegenen Stachelgruppe u. s. w.

Die auf den (peripetalen) Fasciolen sitzenden kleinen borstenförmigen Stachelchen der Spatangiden sollen die Aufgabe haben, die Phyllodien von Schmutz frei zu halten. Am Rande der Fasciolen findet sich in der That häufig Schmutz angesammelt.

II. Umgewandelte Stacheln.

a) Die Sphäridien der Echinoidea. Es sind dies kugelige oder ellipsoide, kleine Körperchen, welche vermittelst eines kurzen Stieles gelenkig einem Höckerchen der Schale aufsitzen und bald nach dieser Seite, bald nach jener Seite sich neigen. Sie sind entweder frei oder erheben sich auf dem Grunde von grubenförmigen Vertiefungen (Fig. 721) der Schale. Die Grube kann sich über dem Sphaeridium unvollständig oder vollständig schliessen. Es erinnern diese Vorkommnisse an die verschiedenen Formen von acustischen Tentakeln bei den Medusen, die sich bald frei erheben, bald im Grunde von Gruben, bald

Fig. 721. Fig. 722.

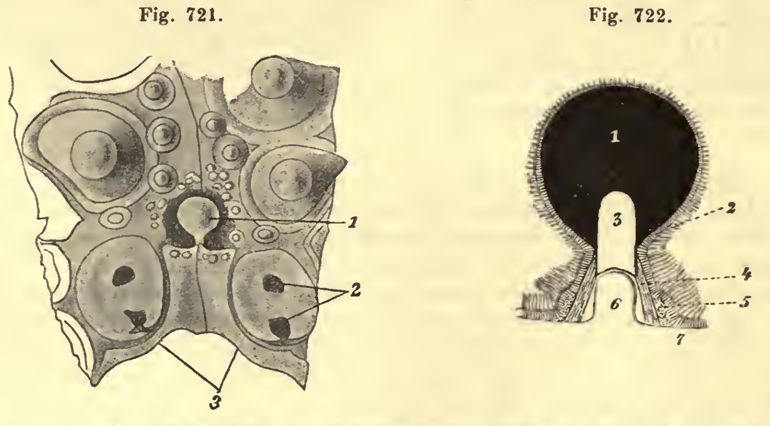


Fig. 721. **An das Peristom angrenzender Theil eines Ambulacrums von Echinocidaris nigra Mol.**, nach Lovén, ergänzt. 1 Sphaeridium in seiner Nische, 2 Ambulacraldoppelporus, 3 Peristomrand.

Fig. 722. **Längsschnitt durch ein Sphaeridium**, schematisch. 1 Kalkmasse des Sphaeridiums, 2 Epithel, 3 Kalkstiel mit Gitterstructur, 4 Muskelhülse, 5 Ringganglion, 6 Schalenhöcker, 7 Schale.

an der Wand geschlossener Blasen, die durch Zusammenwachsen des Grubenrandes über dem Tentakel entstanden sind. Nur handelt es sich hier nicht um Tentakel, sondern offenbar um modificirte Stachelchen.

Die Sphäridien kommen bei allen Echinoideen mit Ausnahme der Cidaroiden vor. Sie finden sich nur auf den Ambulacren und hier immer auf den Peristomplatten, sind aber bei vielen Formen nicht auf diese beschränkt, sondern es kann sich ihr Verbreitungsbezirk in der Richtung des Ambitus oder über diesen hinaus ausdehnen. Die Zahl und Anordnung der Sphäridien ist bei den verschiedenen Echinoidengruppen eine recht verschiedene.

Was den Bau der Sphäridien anbetrifft (Fig. 722), so bestehen sie 1) aus einer sehr festen und harten, glasartig durchscheinenden Kalkkugel, die concentrisch geschichtet ist und nicht das gitterförmig durchbrochene Aussehen der übrigen Skelettheile aufweist, und 2) dem spongiös durchlöcherten Kalkstiel, der sich meist noch in das Innere der Kalkkugel fortsetzt. Vielleicht entspricht die Kalkkugel der Rinde eines grossen Cidaroidenstachels. Nicht selten ist das Köpfchen von einem Kanal durchsetzt, welcher am freien Ende desselben ausmündet.
Das Sphaeridium ist von einem oft pigmentirten Flimmerepithel überzogen, dessen schwingende Cilien an der Basis des Stieles sehr lang sind, gegen den Kopf zu aber allmählich an Grösse abnehmen. Wie die Stacheln, so sind die Sphäridien an ihrer Basis, die dem Gelenkhöckerchen der Schale aufsitzt, von einer Muskelhülse und von einem in der Tiefe des hier verdickten Epithels liegenden Ringganglion umgeben. Die haarförmigen Zellen dieser ringförmigen Epithelverdickung sind wahrscheinlich grösstentheils Sinneszellen.
Die Sphäridien wurden immer als Sinnesorgane und zwar zuerst, wegen der bevorzugten Lage im Umkreis des Mundes, als Geschmacks- und Geruchsorgane in Anspruch genommen. Später wollte man in ihnen Gehörorgane oder Organe zur Wahrnehmung von Wasserbewegungen erblicken. Man könnte aber auch an Organe denken, die geeignet wären, den Körper über seine Lage im Wasser zu orientiren.
b) Die Pedicellarien. Es sind dies kleine Greifwerkzeuge, die sich auf dem Integument erheben und in sehr verschiedener Zahl und Anordnung und in zahlreichen verschiedenen Formen, zwischen denen Uebergänge vorhanden sind, bei allen Echinoiden, den meisten Asteroiden und vereinzelten Ophiuriden vorkommen. Sie sind als umgewandelte Stachelchen oder Gruppen solcher zu denken. Bei einer und derselben Art können sich verschiedene Formen von Pedicellarien, in bestimmter Weise vertheilt, vorfinden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich manche der verschiedenen Pedicellarienformen selbständig, innerhalb gewisser Abtheilungen, aus Stachelchen herausgebildet haben.

1) Die Pedicellarien bei Ophiuroideen. Bei *Trichaster elegans* sind vom etwa 36. Tentakelporus eines Armes an die beiden Tentakelpapillen an der adoralen Seite eines jeden Porus ersetzt durch zwei Haken, die auf einem Stiele beweglich eingelenkt sind. Auch der Stiel ist mit einem ventralen, seitlichen Fortsatz des betreffenden Armwirbels gelenkig verbunden. Das Skelet dieser Apparate besteht aus 3 Stücken, die dem Stiele und den zwei divergirenden Haken angehören. Die Haken werden nicht gegen einander bewegt, sondern die Bewegungsebenen beider Haken sind einander annähernd parallel. Auf der einen

Seite verbindet ein Beuge-, auf der anderen ein Streckmuskel jeden Haken mit dem Stiel. Auch bei Astrophyton kommen ähnliche Pedicellarien vor und bei Ophiothrix fragilis ist das Armende mit beweglichen Haken besetzt, die mit Beuge- und Streckmuskel versehen sind. Aehnliche Haken finden sich ferner auf den Seitenschildern der Arme gewisser Arten von Gorgonocephalus.

2) Die Pedicellarien der Asteroiden (Fig. 723). Bei einigen Gruppen, z. B. den Asteriniden, Solasteriden und Pterasteriden, fehlen die Pedicellarien gänzlich, bei den Astropectinidae sind sie nur sehr selten vorhanden.

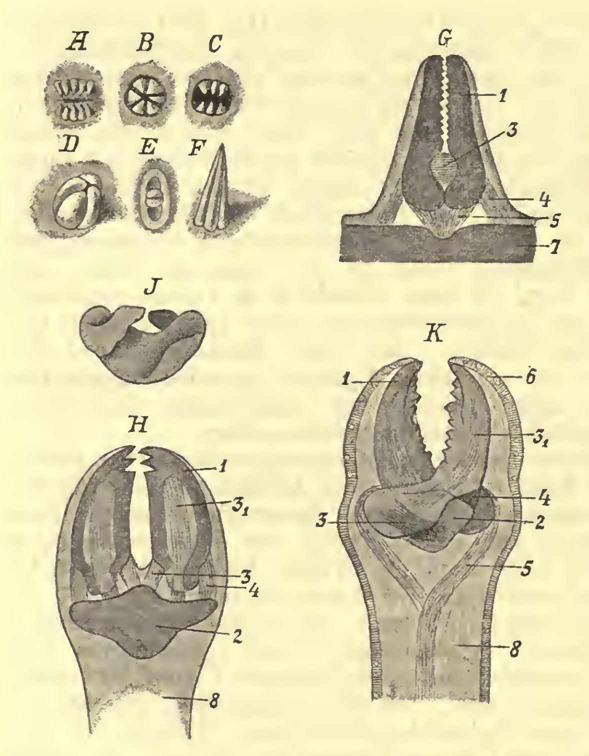


Fig. 723. **Pedicellarien von Seesternen.** ***A***, ***B***, ***C***, ***D***, ***E***, ***F*** Unächte oder beginnende Pedicellarien verschiedener Arten. ***G*** Sitzende Pedicellarie vom Rande der Ambulacralfurche von **Gymnasteria carinifera**, nach CUÉNOT. ***H*** Gestielte, gerade Pedicellarie, schematisirt, nach CUÉNOT. ***J*** Basalstück einer gestielten und gekreuzten Pedicellarie von **Asteracanthion rubens**, nach PERRIER. ***K*** Eine solche Pedicellarie von **Asteracanthion glacialis**, nach CUÉNOT. 1 Kalkstücke der Zangen, 2 Basalstück, 3 Schliessmuskel, 4 Oeffnungsmuskel, 5 Axenband, 6 Epithel, 7 Körperwand, 8 Stiel.

Als Pedicellarien können im einfachsten Falle Gruppen von kleinen Stacheln fungiren. Die Stacheln einer solchen Gruppe sind beweglich am Körper befestigt und stehen einander entweder in zwei Reihen zu je 4—5 Stacheln gegenüber, wobei die zwei Stachelreihen zusammenneigen oder auseinanderweichen können. Oder es stehen 4 oder 3 Stachelchen an bestimmten Stellen des Körpers dicht bei einander und bilden, wenn sie zusammenneigen, eine 4- oder 3-seitige Pyramide. Es können auch bloss zwei Stacheln eine Gruppe bilden. So sieht man beispielsweise auf dem Rücken von Asterina gibbosa Stachelchen, die bald isolirt sind, bald zu grösseren oder kleineren Gruppen zusammenstehen. Unter diesen Gruppen giebt es auch solche zu zwei, die an der Basis durch einen queren Muskel verbunden sind und energischer als die Stacheln der übrigen Gruppen gegen einander bewegt werden können (Fig. 723 *A*—*F*).

Es handelt sich in den bis jetzt angeführten Fällen gewissermaassen um beginnende Pedicellarien, und wir erkennen in den grösseren und kleineren Stachelgruppen das Material, aus dem sich zwei-, drei-, vier-

zangige Pedicellarien herausbilden könnten. (Man vergleiche auch, was oben über die Stacheln der Seeigel als Organe zum Erfassen und zum Weiterbefördern der Beute, und was über die kleineren Stacheln der Cidaroiden gesagt wurde.)

Die echten Pedicellarien der Asteroideen sind gewöhnlich zweiklappig, seltener dreiklappig, d. h. mit zwei oder drei Zangenstücken. Wir können sitzende und gestielte Pedicellarien unterscheiden.

a) Sitzende Pedicellarien (Fig. 723 *G*). Die zwei Klappen sitzen direct dem Integument auf. Jede Klappe enthält ein Kalkstück, welches seine Gestalt, ob lang oder kurz, breit oder schmal, spitz oder stumpf, flach oder löffelförmig ausgehöhlt, bestimmt. Die beiden Skeletstücke sind direct einem Skeletstück des Integumentes eingelenkt. Beispiel: Gymnasteria carinifera. Zahlreiche zweiklappige Pedicellarien erheben sich am Rande der Ambulacralfurchen. Die zwei Klappen sind gegen ihre Basis zu in der durch die Figur veranschaulichten Weise durch einen queren Muskel, den Schliessmuskel, und jedes Zangenstück ist an seiner (von der Axe der Pedicellarie abgekehrten) Aussenseite durch einen Muskel, den Oeffnungsmuskel der Pedicellarie mit dem darunter liegenden Kalkstücke des Integumentes verbunden. Ausserdem befestigt ein starkes, elastisches Faserband die Basis der Pedicellarie an dem zuletzt erwähnten Kalkstück.

b) Gestielte Pedicellarien (Fig. 723 *H*, *K*). Die Pedicellarie sitzt auf einem kurzen, weichen Stiel, die Zangenstücke, ob zwei oder drei, articuliren mit einem basalen Skeletstück. Die zweizangigen Pedicellarien (P. didactyli) sind entweder gerade (P. forficiformes) oder gekreuzt (P. forcipiformes). Beide Arten können bei einem und demselben Thiere vorkommen. Zur Beschreibung wähle ich Asterias (glacialis), welcher zu den am reichsten mit Pedicellarien ausgestatteten Seesternen gehört. Auch die Anordnung der Pedicellarien bietet bei der Gattung Asterias besonderes Interesse.

A. glacialis hat drei Arten von Pedicellarien, gerade, gekreuzte und dreiklappige.

Die gekreuzten Pedicellarien finden sich in sehr grosser Anzahl dicht gedrängt auf einem weichen Polster, welches die Basis der Stacheln umgiebt und in welches der Stachel zurückgezogen werden kann (Fig. 725).

Die geraden Pedicellarien sind in viel geringerer Anzahl vorhanden und finden sich einzeln oder in Gruppen auf dem Integument zerstreut.

Die dreiklappigen Pedicellarien kommen nur ganz vereinzelt vor und können bei einzelnen Individuen auch ganz fehlen.

Bau der geraden Pedicellarien (Fig. 723 *H*). Jede der beiden Klappen besteht aus einem gezähnten hohlen Skeletstück, welches auf dem für beide gemeinsamen Basalstück articulirt. Zum Oeffnen der Pedicellarie dienen 2 Muskeln, welche sich einerseits an der Aussenseite der Klappenbasis, anderseits am Basalstück inseriren. Zum Schlusse dienen 2 Muskeln, die von der Innenseite der Klappenbasis zum Basalstück verlaufen, und vielleicht auch 2 Muskeln, welche, grösstentheils im Inneren der Kalkklappen liegend, von ihrer Spitze bis zum Basalstück ziehen. Die Pedicellarie ist von einer Schicht Bindegewebe umhüllt und vom Körperepithel überzogen, in welchem Drüsenzellen verbreitet sind.

Bau der gekreuzten Pedicellarien (Fig. 723 *K*). Eine solche Pedicellarie ist nicht unähnlich einer Zange mit kurzen Stielstücken oder mit kurzem Handgriff. Sie besteht wieder aus 3 Stücken, den beiden Schenkeln der Zange und dem Zwischen- oder Basalstück, auf dem sich die

Schenkel bewegen. Jeder Zangenschenkel besteht aus der Zangenklappe oder Schneide und dem Stiel oder Handgriff. Die beiden Schenkel kreuzen sich an beiden Seiten des Zwischenstückes ähnlich wie die Schenkel einer Zange oder Scheere. Wenn die beiden Handgriffe ein-

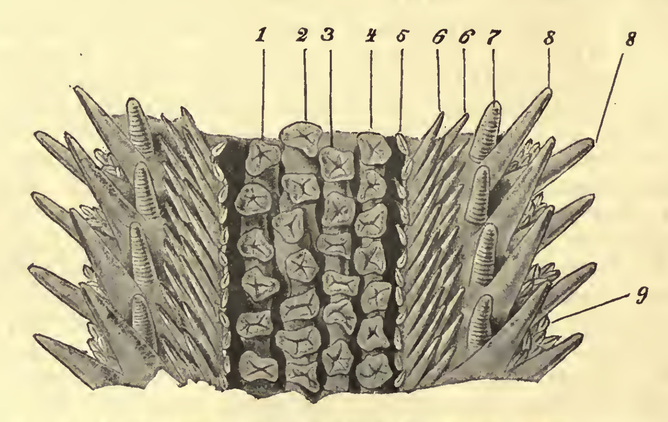


Fig. 724. Ein Stück eines Armes von Asterias stichantha Sladen, von der Unterseite, nach Sladen. 1, 2, 3, 4 Die 4 Längsreihen von Ambulacralfüsschen, 5 Pedicellariae forficiformes, 6 Adambulacralstacheln, 7 Papulae, 8 Inferomarginalstacheln, 9 Pedicellariae forcipiformes an ihrer äusseren Basis.

ander genähert werden, so öffnet sich die Zange, werden sie von einander entfernt, so schliesst sich die Zange. Das Oeffnen und Schliessen der Pedicellarie geschieht durch 6 Muskeln. Zwei kleine Muskeln, die von der Aussenseite der Klappen- oder Schneidenbasis zum Basalstück gehen, öffnen bei ihrer Contraction die Zange. Zum Schliessen dienen 2 Paar Muskeln, das eine Paar verläuft im Inneren der Klappen oder Schneiden und geht zum Basalstück; die beiden Muskeln des anderen Paares gehen von den Stielen oder Handgriffen der Zangenschenkel in transversaler Richtung zum Basal- oder Zwischenstück.

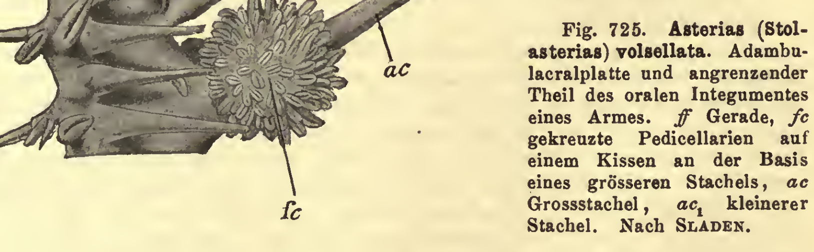


Fig. 725. Asterias (Stolasterias) volsellata. Adambulacralplatte und angrenzender Theil des oralen Integumentes eines Armes. *ff* Gerade, *fc* gekreuzte Pedicellarien auf einem Kissen an der Basis eines grösseren Stachels, *ac* Grossstachel, ac_1 kleinerer Stachel. Nach Sladen.

An die Basis der Zange tritt vom Stiele der Pedicellarie heran ein elastischer axialer Faserstrang. Dieser gabelt sich in 2 Aeste, welche die beiden Handgriffe der Zange umfassen. Die Faserstränge der einzelnen Pedicellarien durchsetzen das die Basis des Stachels umgebende Kissen, um sich schliesslich in ihre Fasern aufzulösen, die sich mit einander dicht verflechten. Das ganze Kissen besteht aus dicht verflochtenen

Bindegewebs- und Muskelfasern. Vom Kalkstück des Stachels treten Muskelfasern in das Kissen herunter, um sich in demselben zu verlieren. Durch diese Muskeln kann das Kissen wie eine Art Scheide an dem Stachel in die Höhe gezogen werden. Die Pedicellarien sind, wie das Kissen, dem sie aufsitzen, von einem stark drüsigen Epithel überzogen.

Die dreiklappigen Pedicellarien stimmen, abgesehen von der Zahl der Zangenstücke, mit den geraden, zweiklappigen überein.

Fig. 726. Fig. 727.

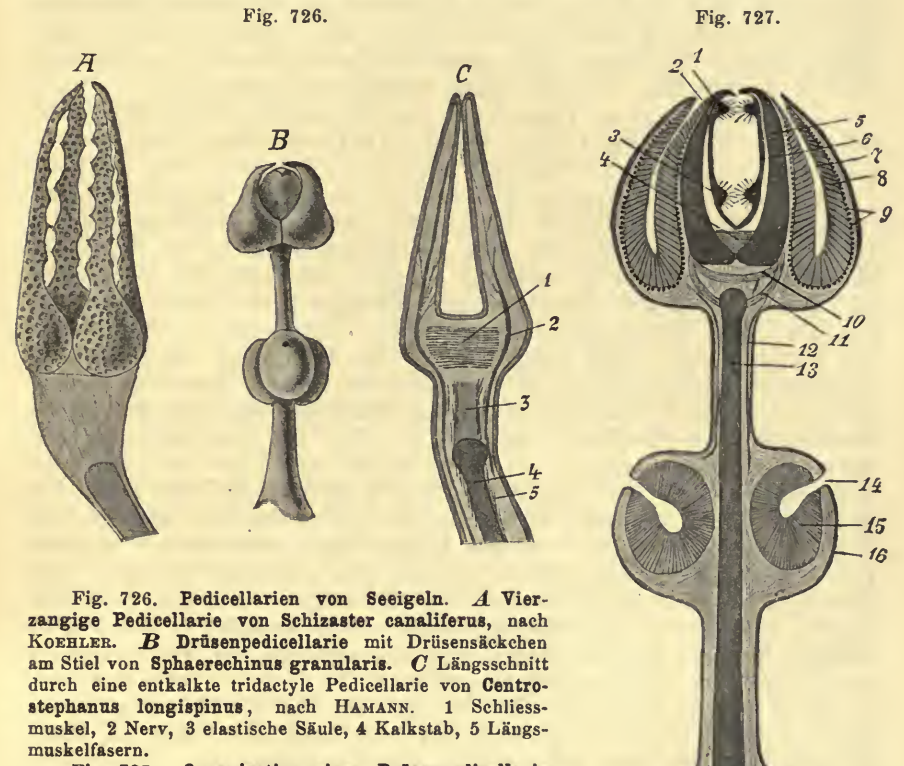


Fig. 726. Pedicellarien von Seeigeln. *A* **Vierzangige Pedicellarie von Schizaster canaliferus,** nach KOEHLER. *B* **Drüsenpedicellarie** mit Drüsensäckchen am Stiel von **Sphaerechinus granularis.** *C* Längsschnitt durch eine entkalkte tridactyle Pedicellarie von **Centrostephanus longispinus**, nach HAMANN. 1 Schliessmuskel, 2 Nerv, 3 elastische Säule, 4 Kalkstab, 5 Längsmuskelfasern.

Fig. 727. **Organisation einer Drüsenpedicellarie von Sphaerechinus granularis**, Schnitt. 1 Distaler Tasthöcker, 2 Mündung der Zangendrüse, 3 proximaler Tasthöcker, 4 Schliessmuskel, 5 Skeletstück der Zange, 6 Epithel der Zange, 7 Höhlung der Zangendrüse, 8 Epithel derselben, 9 Muskelschicht der Zangendrüse, 10 und 11 Oeffnungsmuskeln, 12 Nerv, 13 Kalkstab im Stiel, 14 Oeffnung der Stieldrüsen 16, 15 Epithel der Drüse. (Der abgebildete distale Tasthöcker fehlt bei dieser Art.)

3) Die Pedicellarien der Echinoideen (Fig. 726 u. 727). Pedicellarien kommen bei allen Echinoideen auf dem Integumente zwischen den Stacheln vor und es finden sich bei einer und derselben Art zwei oder mehr Formen derselben. Die besondere Anordnung der verschiedenen Pedicellarienformen auf dem Körper (ob auf den Ambulacralfeldern oder auf den Interambulacralfeldern, oralwärts oder apicalwärts vorkommend), ihre Verbreitung, Zahl und mannigfache Gestalt kann hier nicht ausführlich beschrieben werden. Es muss in dieser Beziehung auf die systematischen Hauptwerke verwiesen werden.

Die Echinoidenpedicellarien sind immer gestielt und drei-, seltener zwei- oder vierklappig. Wir wollen 2 Hauptformen unterscheiden:

Greifpedicellarien (Fig. 726 *A*, *C*) und Drüsenpedicellarien (Fig. 726 *B* u. Fig. 727).

a) Die Greifpedicellarien. Die Form der Zangenklappen ist im Einzelnen eine sehr verschiedene. Bald sind sie lang und schlank (P. tridactylae, tetradactylae), bald löffelförmig und gezähnt (P. ophiocephalae, seu buccales, seu triphyllae), bald blattähnlich verbreitert (P. trifoliatae). Jede Zangenklappe ist immer durch ein Skeletstück gestützt, welches im Allgemeinen ihre Gestalt und die besondere Form der Zähne, Haken etc. bestimmt. Auch der Stiel ist immer durch einen axialen Kalkstab gestützt, welcher bald seine ganze basale Hälfte einnimmt (P. tridactylae), bald in der Stielbasis nur eine kleine Strecke weit reicht.

Zum Zwecke einer Darstellung des Baues der Greifpedicellarien wähle ich die tridactylen Pedicellarien von Centrostephanus longispinus (Fig. 726 *C*).

Die 3 schlanken Klappen sind an ihrer Basis und an ihrer der Axe der ganzen Zange zugekehrten Seite durch 3 quere Schliessmuskeln verbunden, von denen sich ein jeder an die Innenseite (axiale Seite) des Skeletstückes von zwei benachbarten Klappen anheftet. Die 3 Muskeln bilden also zusammen eine dreieckige Muskelgruppe. Diesen Schliessmuskeln wirken Oeffnungsmuskeln entgegen, welche an der Aussenseite der Zangenbasis in der Längsrichtung des Pedicellars verlaufen. In jede Klappe oder Greifzange tritt ein Nerv ein, der bis gegen ihre Spitze verläuft und die Musculatur und Epithelsinneszellen innervirt. Die innere Oberfläche jeder Greifzange wimpert. — Im Stiel erstreckt sich der stützende Kalkstab nur bis zur Mitte seiner Länge, wo er mit einem Köpfchen aufhört. Die Fortsetzung des Kalkstabes bis zur Basis der Greifzange bildet eine elastische Säule, die aus modificirtem Bindegewebe besteht. Sie ist von einer Scheide longitutinaler Muskelfasern umhüllt. Durch diese Einrichtung wird es möglich, dass der distale Stieltheil mit dem Köpfchen sich nach verschiedenen Richtungen umbiegen und auch auf den basalen Theil zurückbiegen kann. Nach Erschlaffen der hierbei thätigen Muskeln wird der distale Stieltheil vermöge der in ihm enthaltenen elastischen Säule wieder aufgerichtet.

Die Schliessmuskeln dieser Pedicellarie bestehen aus quergestreiften Muskelfasern, und die tridactylen Pedicellarien sind denn auch sehr lebhafte Greifwerkzeuge.

b) Die Drüsenpedicellarien sind bis jetzt nur bei einer geringen Anzahl von Echinoideen (Sphaerechinus granularis, Echinus acutus, E. melo, Dorocidaris papillata, Strongylocentrotus lividus, Echinocardium flavesceus) genauer bekannt geworden, doch dürfte mit der Zeit eine grössere Verbreitung derselben constatirt werden. Sie sind im Allgemeinen gebaut wie die gewöhnlichen Greifpedicellarien und besitzen ebenfalls 3 Greifzangen, die durch Oeffnungs- und Schliessmuskeln geöffnet und geschlossen werden, wie bei den Greifpedicellarien, nur sind die Fasern des Schliessmuskels nicht quergestreift. Im Stiele geht der axiale Kalkstab bis an das dreiklappige Köpfchen, was eine viel geringere Beweglichkeit dieser Pedicellarien bedingt.

Was nun aber die Drüsenpedicellarien vor Allem auszeichnet, das ist das Vorhandensein von je einem grossen Drüsensack in jeder Klappe oder Greifzange. Dieser Drüsensack, der wohl, wie aus gewissen Befunden hervorgeht, aus 2 verschmolzenen Säcken besteht, lässt jede Greifzange birnförmig angeschwollen erscheinen. Er ist ausgekleidet von einem hohen Drüsen-

epithel und besitzt eine eigene Muskelwand, in welcher die (glatten) Fasern circulär verlaufen. Die Muskelwand dient gewiss zum Auspressen des vielleicht giftigen, schleimigen Secretes, welches aus der in der Nähe der Klappenspitze befindlichen Oeffnung des Drüsensackes heraustritt. Diese Oeffnung scheint in den meisten Fällen auf der Aussenseite der Klappenspitze zu liegen.

An der Basis jeder Klappe oder Greifzange, und zwar auf der Innenseite, ist das Epithel zu einem Tasthügel oder Tastpolster verdickt, welches (neben Flimmerhaaren) unbewegliche Sinneshaare trägt. Bei Echinus acutus kommt ausser dem basalen oder unteren Tasthügel an jeder Klappe noch ein distaler oder oberer vor, welcher ebenfalls an der Innenseite der Klappe liegt.

Zahlreiche Nerven treten aus dem Stiel der Pedicellarie in das Köpfchen mit seinen Zangenstücken hinein, um Musculatur und Sinneszellen zu innerviren.

Bei einzelnen Seeigeln, besonders stark ausgebildet aber bei Sphaerechinus granularis kommen auch am Stiele der Pedicellarien Drüsen vor. Diese Stieldrüsen sitzen 3 der Zahl nach rings um den Stiel der Drüsenpedicellarien (P. gemmiformes) herum, ungefähr in seiner halben Höhe. Eine jede Drüse stellt eine grosse Blase dar mit einer Drüsenöffnung, aus welcher bei Reiz ein schleimiges Secret hervortritt. Die Wandung der Blase besteht aus Drüsenepithel und Muskelschicht. Die 3 Drüsen bedingen grosse blasenförmige Anschwellungen am Stiele der betreffenden Pedicellarien, über welche das äussere Körperepithel der Pedicellarie unverändert hinwegzieht.

Stellt man sich nun vor, dass bei solchen mit Stieldrüsen ausgestatteten Pedicellarien der distale Theil des Stieles, oberhalb der Stieldrüsen, mitsammt den Greifzangen verkümmert oder gar nicht mehr zur Ausbildung gelangt, so erhält man eine Pedicellarienform, welche als Globifere bezeichnet wurde. Solche Globiferen, bisweilen noch mit rudimentären Greifzangen ausgerüstet, sind neben gewöhnlichen Pedicellarien bei Centrostephanus longispinus und Sphaerechinus granularis entdeckt worden. Sie vermögen pendelnde Bewegungen auszuführen.

Die Frage nach der Function der Pedicellarien ist immer noch nicht in befriedigender Weise gelöst. Der Ansicht, dass sie bei Seeigeln bei der Locomotion eine Rolle spielen, wird neuerdings auf das entschiedenste widersprochen und behauptet, dass sich die Seeigel bei der Locomotion ausschliesslich der Ambulacralfüsschen und Stacheln bedienen. Den Pedicellarien wurde ferner bei gewissen Seeigeln die Rolle zugeschrieben, fremde Gegenstände, Algen u. s. w. zu packen und auf der Oberseite des Körpers, zum Zwecke, diesen zu maskiren, festzuhalten. Auch dem wird widersprochen und behauptet, dass die erwähnte Function von den Ambulacralfüsschen ausgeübt wird. Jedenfalls könnte es sich hier nur um eine Nebenfunction handeln. — Es wurde auch die Ansicht geäussert, dass die Pedicellarien zum Erfassen der Nahrung und dazu dienen, dieselbe zum Munde zu transportiren. Allein bei den Seesternen, die grosse Bissen (Fische, Krabben, Muscheln, Schnecken, Seeigel etc.) verschlucken, können sie diese Rolle wohl nicht spielen.

Am wahrscheinlichsten ist es, dass die Pedicellarien Schutzorgane und Organe zur Reinigung des mit Stacheln bedeckten Körpers sind. Fremdkörper werden beseitigt. Thierchen, die mit dem Körper in Berührung kommen, werden gepackt, von dem Schleimsecret der Körperhaut oder dem vielleicht giftigen Secret der specialisirten Pedicellariendrüsen

umhüllt und so lange festgehalten, bis sie todt sind, „dann über Bord geworfen". So mögen sich die Seeigel und Seesterne der Hospitanten und Parasiten erwehren. Die in Anbetracht des vorhandenen Stachelkleides erstaunliche Reinlichkeit der meisten Vertreter dieser Gruppen erscheint dann besser verständlich.

E. Der Kauapparat der Echinoideen. (Laterne des Aristoteles.)

Bei allen Echinoideen mit Ausnahme der Spatangoiden und vielleicht einiger Holectypoiden, ist der in der Mitte des Peristomfeldes gelegene Mund mit 5 harten und spitzen, interradial gelagerten Zähnen bewaffnet, die durch einen complicirten, im Innern der Schale gelegenen, auf dem Peristom ruhenden Kau- oder Kieferapparat von einander entfernt oder gegen einander bewegt werden können. Dieser unter dem Namen der Laterne des Aristoteles bekannte Apparat, welcher von ansehnlicher Grösse ist, wird von einer dicht anliegenden Haut, der Laternenmembran, allseitig überzogen. Die Laternenmembran ist nur eine Fortsetzung des Peritoneums. Die Räume im Innern des Kieferapparates sind durch sie von der grossen, geräumigen Leibeshöhle innerhalb der Schale vollständig abgeschlossen.

Der Kieferapparat stellt eine fünfseitige Pyramide dar, deren Basis nach oben, apicalwärts gerichtet ist, d. h. in den Schalenraum vorragt, während die Spitze, die von den 5 Zähnen gebildet wird, im Munde liegt. Er wird in seiner Axe vom Schlund durchsetzt und besteht im Wesentlichen aus Skelettheilen, Muskeln und Bändern.

a) Das Skelet des Kieferapparates (Fig. 728) ist aus 25 strahlenförmig um den Oesophagus gruppirten Stücken (die Zähne inbegriffen) zusammengesetzt, die zum Theil ganz unpassende Namen erhalten haben. Es besteht aus 5 Zähnen, 5 Paar Kiefern (5 Pyramiden), 5 Sichelstücken (Falces) und 5 Zirkeln oder Rotulae. Ich will die Sichelstücke Zwischenkieferstücke und die Rotulae Gabelstücke nennen.

Der Hauptheil des Kiefergerüstes wird gebildet durch die 5 interradial gelagerten Kieferpaare. Sie bedingen die Kegel- oder Pyramidengestalt des ganzen Gerüstes. Die beiden Stücke eines jeden Paares sind an der Aussenseite des Kaugerüstes durch eine senkrechte, interradial gelagerte Sutur fest mit einander verbunden und bilden zusammen selbst wieder eine hohle dreiseitige Pyramide, den fünften Theil des pyramidenförmigen Gesammtgerüstes. Eine jede Einzelpyramide hat also eine Aussenfläche und zwei Seitenflächen. Mit den Seitenflächen, die radiär um die Axe des ganzen Kiefergerüstes gestellt sind, schliessen alle 5 Einzelpyramiden zusammen. Die Kante, in welcher die Seitenflächen zusammenstossen, ist die axiale, dem Schlunde zugekehrte Kante. In der Aussenfläche verläuft, sie genau der Länge nach halbirend, die Sutur, welche die Einzelpyramide in 2 Kieferstücke theilt. Die Wandungen jeder einzelnen hohlen Pyramide sind incomplet: 1) die beiden Seitenflächen stossen an der inneren Kante nicht ganz zusammen, sondern lassen eine Spalte zwischen ihren freien Rändern offen; 2) die basale (nach oben gekehrte) Wand fehlt, nach Entfernung der Weichtheile existirt hier also eine Oeffnung, das Foramen basale, welche in den Hohlraum der Pyramide hinunter führt; 3) ein grosser Ausschnitt (Foramen externum) findet sich an der Basis der Aussenwand und geht ent-

weder direct in das Foramen basale über oder ist von ihm durch einen Bogen, arcus, getrennt.

Die Einzelpyramiden (Kieferpaare) sind die Stützen und die Träger der Zähne. Jeder Zahn ist ein bogenförmig nach aussen gekrümmtes, langgestrecktes, schlankes und hartes Skeletstück, welches den Hohlraum der Einzelpyramide durchsetzt, aber an beiden Enden aus ihm hervorragt. Das untere, aus der Spitze der Pyramide hervorragende Ende ist kurz und spitz und stellt den äusserlich sichtbaren, im Munde liegenden Zahntheil dar. Das obere, aboralwärts gerichtete Ende jedes Zahns

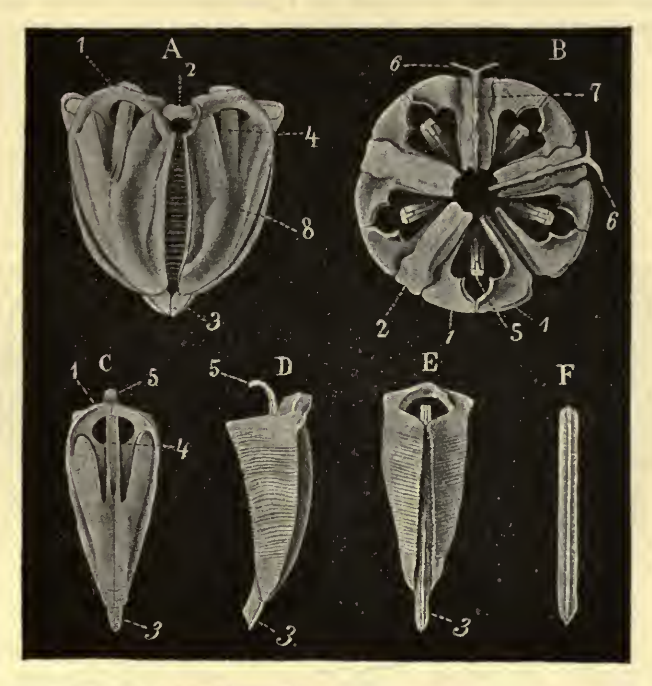


Fig. 728. Kauapparat eines Echinus, Original. *A* Im Profil, *B* von der apicalwärts gerichteten Basalseite, *C* eine Einzelpyramide von aussen, *D* von der Seite, *E* von innen, *F* Zahn. 1 Arcus, 2 Zwischenkieferstück, 3 frei vorragender Theil der Zähne, 4 mittlerer Theil eines Zahnes, 5 oberer Theil eines Zahnes, 6 die Aeste eines Gabelstückes 7, 8 Einzelpyramide oder Kiefer.

heisst die Wurzel des Zahns; sie ragt beträchtlich aus dem Foramen basale der Einzelpyramide vor und ist gewöhnlich nach innen (gegen die Axe des Kaugerüstes zu) eingerollt. Von diesem Wurzelende geht wohl vorwiegend das Wachsthum des Zahnes aus. An der Innenseite zeigt der Zahn gewöhnlich eine Längsleiste, die Carina, und an der Aussenseite ist er fest mit der Aussenwand der Einzelpyramide, die er durchzieht, verbunden, derart, dass er nicht für sich beweglich ist, sondern nur mit der Pyramide bewegt werden kann.

Die Structur der Zähne ist von der der übrigen Skeletstücke der Echinodermen wesentlich verschieden. Vergl. darüber die specielle im Literaturverzeichniss erwähnte Abhandlung.

Wie die Speichen eines Rades um die centrale Axe des Kauappa-

rates gruppirt, liegen auf der Basis derselben 5 ziemlich flache, gestreckt viereckige Skeletstücke, die Zwischenkieferstücke. Jedes Zwischenkieferstück ruht in radialer Richtung auf der Basis der 2 an einander stossenden Seitenwände von zwei Pyramiden oder Kieferpaaren, also zwischen 2 Foramina basalia.

Auf diesen schliesslich, d. h. ihnen apicalwärts aufgelagert, finden sich noch die 5 Gabelstücke, wieder ähnlich angeordnet, wie die Spangen eines Rades. Fin jedes Gabelstück besteht aus dem centralen, schlanken Stiel und 2 peripheren, aus einander weichenden Gabelästen. Jedes Gabelstück ist derart, mit der Krümmung nach oben, gebogen, dass seine Gabeläste um den Rand der Pyramidenbasis herum nach unten, gegen das Peristom, schauen (Fig. 729_5).

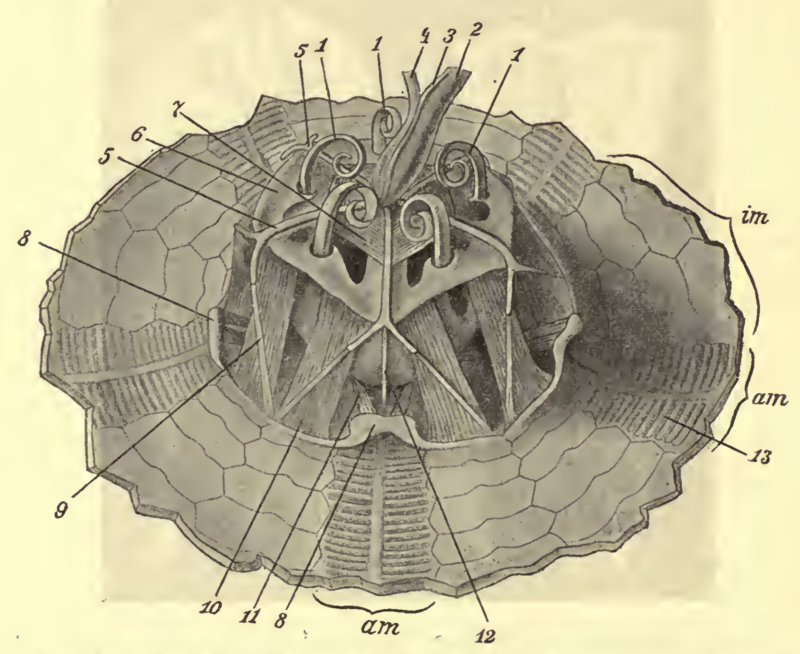


Fig. 729. Kauapparat eines Seeigels (Toxopneustes) in seiner natürlichen Lage in der Mitte der herausgebrochenen Oralseite der Schale, Original. 1 Zahnwurzel, 2 Darm, 3 Nebendarm (?), 4 Axensinus mit Steinkanal, 5 Gabelstücke, 6 Arcus einer Einzelpyramide, 7 Gabelstückmuskeln, 8 perignathische Apophysen (Aurikel), 9 Bänder der Gabelstücke, 10 Schliessmuskeln der Zähne, 11 Oeffnungsmuskeln der Zähne, 12 Radialkanal des Wassergefässsystems, 13 Ampullen, *im* Interambulacrum, *am* Ambulacrum. Die zarte und durchsichtige, den ganzen Kauapparat überziehende Laternenmembran ist nicht dargestellt.

b) Muskeln und Bänder des Kauapparates (Fig. 729). Hier muss vor allem das über den perignathischen Apophysenring Gesagte nachgelesen werden, denn der Kauapparat und der Apophysenring sind physiologisch zusammengehörige Apparate. Die wichtigsten Muskeln und Bänder des Kauapparates verbinden die Stücke des Kaugerüstes mit dem Apophysenring und der letztere ist überhaupt nur als eine für die Insertion der Kaumuskeln ins Dasein getretene Umbiegung oder Umfalzung des Peristomrandes nach innen aufzufassen. Beide Apparate fehlen entweder gleichzeitig oder kommen gleichzeitig vor.

Im Umkreise des Kauapparates verbinden 10 dünne Bänder (9) die Gabelstücke des Kauapparates mit den Interradialapophysen des perignathischen Gürtels. Die beiden zu einem Gabelstück gehörenden setzen sich an die 2 Gabeläste des Gabelstückes an und verlaufen in der directen Verlängerung dieser divergirenden Gabeläste nach unten zum Apophysengürtel, sich an 2 benachbarten Interradialapophysen nahe der interradialen Sutur anheftend.

Die 2 von einem radialen Gabelstück ausgehenden Bänder divergiren also nach unten, die 2 von einer interradialen Apophyse des perignathischen Gürtels ausgehenden divergiren nach oben.

Diese Bänder scheinen mir lediglich die Aufgabe zu haben, den Kauapparat zu befestigen, ihn über dem Mundfeld in aufgerichteter Lage zu erhalten. Immerhin müssen neue Untersuchungen darüber entscheiden, ob die Bänder nur aus elastischen Fasern bestehen oder ob auch Muskelfasern in ihnen vorkommen.

Die Schliessmuskeln der Zähne (Musculi adductores dentium, 10). Sie sind in 5 interradial gelagerten Paaren vorhanden, kräftig entwickelt und haben die Gestalt ziemlich breiter Bänder. Die beiden Muskeln eines Paares setzen sich einerseits oben am äusseren Rande des Bogens (arcus) des zugehörigen Kieferpaares (Pyramide), anderseits unten fast in der ganzen Länge der entsprechenden Interambulacralapophyse des perignathischen Ringes an. Contrahiren sich diese Muskeln, so werden die oberen Enden des Kieferpaares oder Pyramiden nach aussen und unten gezogen, die unteren Enden derselben und mit ihnen die Zähne, gegen innen, d. h. gegen das Centrum des Mundes bewegt. Mit anderen Worten, es werden die spitzen und von aussen im Munde sichtbaren unteren Enden der Zähne aneinander gepresst.

Die Oeffnungsmuskeln der Zähne (Musculi abductores dentium sive dilatatores oris, 11). Es sind 5 radial gelagerte Muskelpaare, welche horizontal verlaufen. Die 2 Muskeln eines Paares setzen sich einerseits an die Innenfläche der Ambulacralapophysen (Aurikel), anderseits an die benachbarten Kieferhälften, nahe ihrer nach unten gerichteten Spitze an. Die Muskeln sind die Antagonisten der Schliessmuskeln der Zähne; contrahiren sie sich, so werden die unteren Enden der 5 Kieferpaare und mit ihnen die Zahnspitzen centrifugal gegen die Aurikel bewegt; die Zähne weichen auseinander, der Mund wird geöffnet.

Die Zwischenkiefermuskeln (Musculi intermaxillaris) verbinden die einander zugekehrten Seitenflächen der 5 Pyramiden oder Kieferpaare mit einander. Die 5 Pyramiden schliessen bei der Contraction dieser Muskeln, die zusammen wie eine Art Sphinkter wirken, fest aneinander.

Die Gabelstückmuskeln (7) liegen auf der nach oben gerichteten Basis des Kauapparates, sie bilden zusammen einen fünfeckigen Ring, indem sie die 5 Stiele der Gabelstücke etwa in der Hälfte ihrer Länge miteinander verbinden.

Was die Function dieser Muskeln anbetrifft, so kann ich mir nichts anderes vorstellen, als dass sie bei ihrer Contraction den ganzen Kauapparat herunterdrücken und dabei die Mundhaut kegelförmig nach aussen vordrängen, besonders wenn sich dabei auch die Schliessmuskeln der Zähne contrahiren. Es ist bekannt, dass Seeigel ihren Bewegungen durch Vorwölben der durch den Kauapparat gestützten zahntragenden Mundpartie nachhelfen.

Bei den Clypeastroiden ist der häufig asymmetrische Kauapparat niedrig und meist sogar ganz flach. Die Zähne stehen nicht senkrecht, sondern sie neigen ganz schief zusammen oder sie liegen sogar horizontal. Gabelstücke fehlen und auch die Zwischenkieferstücke sind rudimentär.

F. Der Kalkring der Holothurien.

Bei den Holothurien ist der Schlund von einem Ringe von 10 kalkigen Skeletstücken (Fig. 730, 3 u. 13), von denen 5 radial und 5 interradial gelagert sind, umgeben. Dieser Kalkring schützt den an seiner Innenseite verlaufenden Nervenring. Er stützt eine Strecke weit die radiären Wassergefässstämme und die Tentakelgefässe und ist überhaupt als das Innenskelet des oralen Körperbezirkes zu betrachten. Die 5 Längsmuskeln oder Längsmuskelpaare des Körpers und wo solche vorkommen, die 5 Rückziehmuskeln des oralen Bezirkes heften sich an ihn an und zwar an die radial gelagerten Glieder desselben. Der Kalkring **fehlt** gänzlich der merkwürdigen freischwimmenden Pelagothuria.

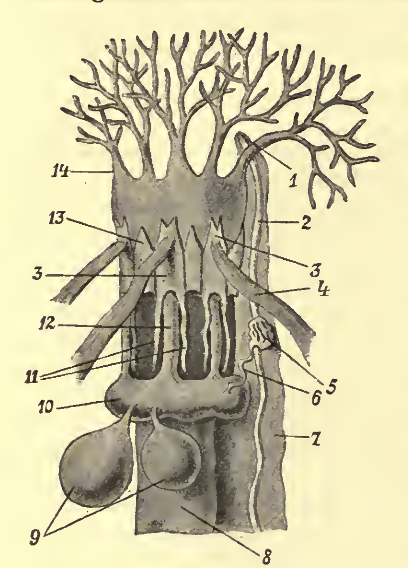


Fig. 730. Schlundpartie und die Hälfte der Mundtentakel einer dendrochiroten Holothurie, nach Ludwig. 1 Genitalöffnung, 2 Geschlechtsleiter, 3 radiale Stücke des Kalkringes, 4 Rückziehmuskeln, 5 Madreporit, 6 Steinkanal, 7 dorsales Mesenterium, 8 Darm, 9 Poli'sche Blasen, 10 Ringkanal, 11 Fortsätze der radialen Kalkstücke, 12 Anfangsstücke der Radialkanäle des Wassergefässsystems, 13 interradiale Stücke des Kalkringes, 14 einer der beiden kleinen ventralen Tentakel.

Die Form und Grösse des Kalkringes und seiner einzelnen Glieder ist eine sehr wechselnde. Häufig verlängern sich die Radialia nach hinten (apicalwärts) zu 2 kürzeren oder längeren Gabelästen, zwischen denen die radiären Wassergefässstämme verlaufen.

Nicht selten zerfallen die Glieder ganz oder theilweise in kleinere Einzelstücke, die mosaikartig mit einander verbunden sind.

Die Zahl der Glieder des Ringes kann zu- oder abnehmen. Wenn mehr oder weniger als 10 Glieder vorkommen, so geschieht die Vermehrung zu Gunsten, die Verminderung auf Kosten der Interradialia. Letzteres wird verständlich, wenn man bedenkt, dass die Längsmuskeln des Körpers sich an die Radialia anheften.

Die interradialen Glieder fehlen bei Arten der Gattungen Phyllophorus, Cucumaria und Trochostoma und bei vielen Elasipoden, so vornehmlich in der ganzen Familie der Elpidiidae.

Mehr als 10 Glieder finden sich bei vielen Synaptiden, nämlich bei fast allen jenen Formen, welche mehr als 10 Tentakel besitzen, und es entspricht dann gewöhnlich die Zahl der überzähligen Interradialia der 10 übersteigenden Zahl von Tentakeln.

Von Cucumaria Planci wurden sechsstrahlige Exemplare beschrieben, deren Kalkring aus 6 Radialia und 6 Interradialia besteht.

Der radiär angelegte Kalkring kann *symmetrisch* werden. Seine Symmetrieebene fällt dann zusammen mit der allgemeinen Symmetrieebene des Körpers, welche durch den Interradius 5 (dem sogenannten dorsalen Interradius, in welchem die Geschlechtsöffnung liegt) und den mittleren Radius (I) der Bauchseite geht. Die Symmetrie wird entweder dadurch bedingt, dass die Glieder auf der Bauchseite eine andere Form, Grösse und Verbindungsweise besitzen, als auf der Rückenseite oder dadurch, dass bei vermehrter Zahl der Interradialia in bestimmten symmetrischen Interradien mehr solcher Stücke vorhanden sind. *Synapta digitata* hat 7 Interradialia und zwar je eines im mediodorsalen und in den beiden ventralen Interradien und je 2 in den dorsolateralen Interradien.

Die Glieder des Kalkringes sind durch Bindegewebe (niemals durch Muskeln) bald fester, bald lockerer mit einander verbunden; bisweilen sind sie auch fest mit einander verwachsen.

Man hat sich schon seit langer Zeit bei anderen Echinodermenklassen nach Bildungen umgesehen, welche dem Kalkring der Holothurien entsprechen könnten. Man glaubte solche Bildungen bei den Seeigeln entweder in den Zähnen oder in dem perignathischen Apophysenring oder in gewissen Theilen des Kaugerüstes gefunden zu haben.

Die Homologie der Seeigelzähne und des Kalkringes der Holothurien wird jetzt von keiner Seite mehr vertheidigt. Beide Bildungen haben durchaus verschiedene Beziehungen zum Nerven- und Wassergefässsystem.

Ebenso zweifelhaft erscheint die Homologie des Kalkringes der Holothurien und des perignathischen Apophysengürtels der Echinoiden. Die Radialia des Kalkringes wurden mit den Aurikeln (Ambulacralapophysen) der Seeigel verglichen. Aber ein jeder Aurikel ist paarig, besteht aus 2 Fortsätzen oder Umschlagsfalten des Peristomrandes, die sich mit einander durch einen Bogen verbinden können oder nicht; die Radialia aber sind von Haus aus unpaar. Nur den Bogen der Aurikel könnte man vergleichen mit den Radialia, aber der Bogen ist kein vollständiges Stück, sondern er wird nur durch das Aneinanderschliessen der 2 benachbarten Ambulacralapophysen eines und desselben Ambulacrums gebildet.

Bleibt der *Vergleich des Kalkringes mit Theilen des Kaugerüstes oder der Laterne der Seeigel.* Es werden die 5 Radialia mit den 5 Gabelstücken, die 5 Interradialia mit den 5 Bogen (arcus) der Kieferpaare (Pyramiden) der Laterne verglichen. Dieser Vergleich hat viel Bestechendes, aber auch ihm stellen sich bei genauerem Zusehen bedeutende Schwierigkeiten entgegen. Die Bogen (arcus) der Kiefer sind paarige Bildungen und lassen sich deshalb nicht mit den von Haus aus unpaaren Interradialia vergleichen. Es ist übrigens sehr zweifelhaft, ob sie selbständige Skeletstücke darstellen; vielmehr scheinen sie nur Muskelfortsätze der Kieferhälften darzustellen. Ferner heften sich die Sehnen, welche von den Gabelästen der radialen Gabelstücke ausgehen, *interradial* an den perignathischen Apophysenring an (an die Interambulacralapophysen), während die Muskeln, die sich an die Radialia des Kalkringes der Holothurien anheften, einen streng radiären Verlauf nehmen.

G. Anderweitige Kalkablagerungen.

Es kann im bindegewebigen Theil der Wandung der verschiedenen inneren und äusseren Organe, besonders des Ambulacral- und des Darmsystems zur Ablagerung von Kalkkörperchen und Kalkmassen kommen. Diese sollen bei den betreffenden Organsystemen behandelt werden.

Wir wollen hier nur auf gewisse Verhältnisse bei den Clypeastroiden hinweisen. Hier kommt es zur Bildung eines Endoskeletes. Auf der oralen, wie auf der apicalen Innenfläche der Schale erheben sich bald nur am Rande, bald im grössten Bezirke der Schale Nadeln, Pfeiler, Lamellen u. s. w. Diese können die ganze Höhe der Schale durchsetzen und ihre gegenüberliegenden Wände verbinden. Sie grenzen die ambulacralen Bildungen bald unvollständig, bald vollständig von den übrigen inneren Organen, vom Darm, den Geschlechtsorganen u. s. w. ab und können in einzelnen Fällen zu so starker Entfaltung gelangen, dass sie, wie z. B. bei Encope, ein den ganzen Binnenraum der Schale durchsetzendes schwammiges oder zelliges Kalkgerüste bilden, in welchem grössere Räume nur für das Kaugerüst, den Darm, die Ambulacren etc. ausgespart sind. Nicht selten werden die Ambulacralgefässe von Kalkablagerungen völlig überwölbt.

Schlusswort zum Abschnitt über das Skeletsystem.

Ich habe im Abschnitt über das Skeletsystem die Ansicht derjenigen Forscher vorgetragen, welche durch ausgedehnte und meist auch mühevolle Untersuchungen zu der Ueberzeugung gekommen sind, dass wenigstens die Stücke des Apicalsystems (Centrale, Infrabasalia, Basalia und Radialia) und des Oralsystems (Oralia) durch die ganze Gruppe der Echinodermen hindurch homolog sind. Diese Stücke wären also auch der gemeinsamen Stammform zuzuschreiben. Nun sind aber diese Stücke im Grunde genommen nur durch ihre Lage beim erwachsenen Thier (ob interradial oder radial, apical oder oral) und durch den Ort ihres ersten Auftretens (über der einen oder anderen Cölomblase) charakterisirt. Sonstige besondere Merkmale, die z. B. ein Radiale durch die Klasse der Echinodermen hindurch erkennen liessen, haften diesen Stücken nicht an. So bleibt immer noch die Möglichkeit bestehen, dass die Uebereinstimmung nur eine oberflächliche, nur der Ausdruck des den Echinodermen überhaupt zukommenden strahligen Baues ist. Es ist gewiss nicht auffällig, wenn das Skelet eines Radiärthieres an seinen Polen entweder mit radiär oder mit interradiär gelagerten Stücken beginnt. Man erklärt dann die Uebereinstimmung, so weit sie eben geht, als Homologie. Hat es einen grossen Werth, zu sagen, diese oder jene „Ophiuroide besitzt Infrabasalia“, wenn das Plattensystem am Apex mit 5 radial gelagerten Stücken beginnt, auf die dann weiter aussen nochmals radiär gelagerte Stücke folgen? Ist es wirklich wahr, dass die Infrabasalia fehlen, wenn das Skeletsystem am Apex mit interradial gelagerten Stücken (man bezeichnet diese natürlich dann als Basalia) beginnt?

III. Die äussere Morphologie der Holothurioideen.

Während sich bei den übrigen Echinodermenklassen die äussere Gestalt des Körpers im Plattenpanzer des Skeletes getreu wiederspiegelt, und wir bei der Untersuchung dieses letzteren uns meist genaue Rechenschaft geben können über die Lage äusserer Oeffnungen innerer Organe und über die Beziehungen der Radien oder Ambulacren zu den Interradien oder Interambulacren, so ist dies bei den Holothurioideen, in deren Haut nur isolirte, mikroskopisch kleine Kalkkörper vorkommen, nicht der Fall. Wir müssen deshalb, nachdem die äussere Morphologie der Echinoideen, Asteroideen, Ophiuroideen und Pelmatozoa schon in dem Abschnitt über das Skeletsystem ihre Erledigung gefunden hat, hier eine Darstellung der äusseren Morphologie der Holothurioideen einschalten.

Wir wollen von Fällen ausgehen, wo der in der Richtung der Hauptaxe verlängerte Körper auf dem Querschnitt kreisrund oder (wie z. B. bei Cucumaria Planci, Fig. 607 p. 874) fünfeckig, mit abgerundeten Ecken ist. Am Oralpol der Hauptaxe, man nennt das bei den Holothurien vorn, liegt der von Fühlern umstellte Mund; am gegenüberliegenden apicalen, d. h. hinten, liegt der After. Von vorn nach hinten verlaufen am Körper fünf Kanten, die den Radien entsprechen und den fünfeckigen Querschnitt bedingen. Auf jeder Kante erheben sich zwei Längsreihen von Saugfüsschen. Der Körper erscheint durchaus strahlig gebaut.

Bei genauerem Zusehen aber ergiebt sich, dass der strahlige Bau der Cucumaria schon äusserlich durch gewisse Merkmale zu Gunsten eines bilateral-symmetrischen gestört ist. Es findet sich nur eine Geschlechtsöffnung und zwar am Mundrande eines Interradius, den wir zunächst willkürlich als dorsalen Interradius bezeichnen. Wir bemerken auch, dass von den 10 Mundfühlern 2 benachbarte viel kleiner sind als die übrigen. Sie liegen der Geschlechtsöffnung genau gegenüber und bezeichnen den mittleren ventralen Radius. Eine Ebene, welche in der Richtung der Hauptaxe (in der Längsrichtung des Körpers) durch den dorsalen Interradius und den mittleren ventralen Radius geht, ist die Symmetrieebene.

Oeffnen wir das Thier, so sehen wir, dass der äusseren Symmetrie auch eine innere entspricht: der vordere Darmschenkel ist im dorsalen Interradius durch ein Mesenterium an der Leibeswand befestigt. Der Steinkanal und die Geschlechtsdrüse liegen im dorsalen Interradius, die Poli'sche Blase im mittleren ventralen Radius.

Die Bezeichnungen „ventral“ und „dorsal“ erhalten nun in der That bei einer sehr grossen Anzahl von Holothurioideen ihre volle Berechtigung. Es bildet sich nämlich am Körper eine parallel zur Hauptaxe (Längsaxe) liegende, abgeflachte Kriechsohle aus, in deren Mitte der oben charakterisirte ventrale Radius verläuft, während die Mitte der dieser ventralen Kriechsohle gegenüberliegenden, gewölbten Rückenfläche von dem mittleren dorsalen Interradius eingenommen wird.

Die Radien und Interradien vertheilen sich nun auf die ventrale Kriechsohle und den gewölbten Rücken in der durch die schematische Figur erläuterten Weise derart, dass 3 Radien (ein mittlerer und zwei seitliche) mit ihren Ambulacralfüsschen zur Kriechsohle gehören und

das Trivium bilden, während auf den Rücken 2 Radien (ein rechter und ein linker) kommen und das Bivium darstellen. Umgekehrt entfallen auf die Kriechsohle 2 und auf den Rücken 3 Interradien.

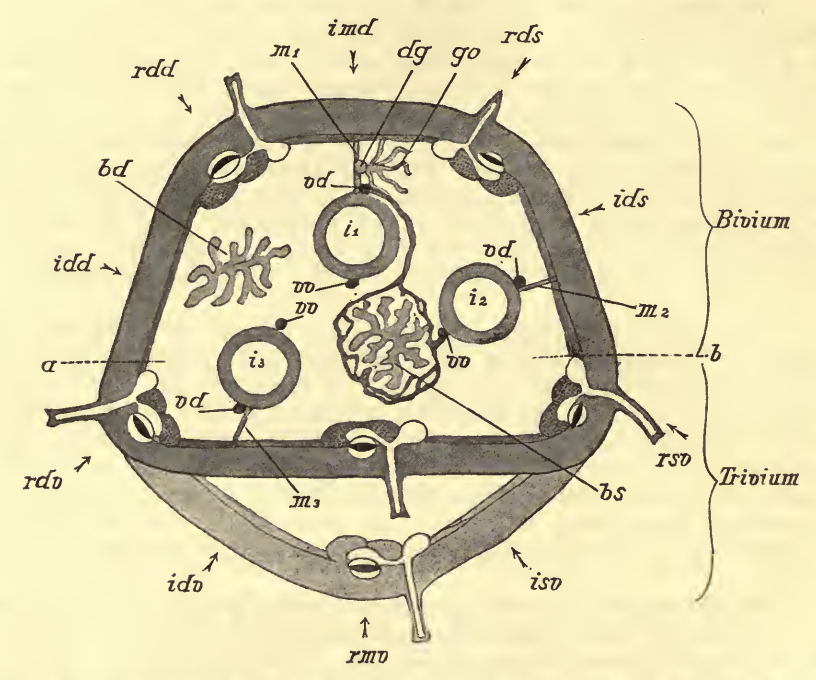


Fig. 731. **Schematische Darstellung der Symmetrieverhältnisse der Holothurien auf einem Querschnitt. Ausbildung des Bivium und Trivium.** Im Wesentlichen nach Ludwig. *imd* mediodorsaler, *ids* linker dorsaler, *isv* linker ventraler, *idv* rechter ventraler, *idd* rechter dorsaler Interradius, *rds* linker dorsaler, *rsv* linker ventraler, *rmv* medioventraler, *rdv* rechter ventraler, *rdd* rechter dorsaler Radius, m_1 vorderes oder dorsales, m_2 mittleres oder linkes, m_3 hinteres oder rechtes Mesenterium, i_1, i_2, i_3 erster, zweiter und dritter oder vorderer, mittlerer und hinterer Darmschenkel, *vd* und *vv* dorsales und ventrales Darmgefäss, *bd* und *bs* rechter und linker Kiemenbaum (Wasserlunge), *go* Gonade, *dg* Geschlechtsleiter, *a* Leibeshöhle.

Die Kriechsohle erstreckt sich gewöhnlich über die ganze Länge des Körpers, seltener (Psolus, Psolideum) bildet sie einen umschriebenen Bezirk zwischen Vorder- und Hinterende.

Der Gegensatz zwischen Bauch und Rücken (Trivium und Bivium) accentuirt sich noch dadurch, dass die Ambulacralfüsschen in beiden Regionen in verschiedener Weise ausgebildet sind. Auf der Bauchseite sind es ausschliesslich oder ganz vorherrschend locomotorische Saugfüsschen (mit Saugscheibe am Ende), auf dem Rücken (im Bivium) sind es ausschliesslich oder ganz vorherrschend nicht locomotorische Ambulacralpapillen (mit mehr oder weniger zugespitztem Ende). Dieser Gegensatz findet sich sowohl bei denjenigen Formen, bei denen die Ambulacralfüsschen, auf die Radien beschränkt, in einfachen oder mehrfachen Längsreihen angeordnet sind, als auch bei jenen, wo sie auch die Interradien bevölkern und zerstreut angeordnet sind.

In der Gattung Psolus wird der Unterschied zwischen Rücken und Bauch und damit der bilateral-symmetrische Bau des Körpers dadurch

noch besonders prägnant, dass die Ambulacralanhänge auf dem Rücken (im Bivium) vollständig fehlen. Auch die Füsschen des mittleren ventralen Radius können bei Arten dieser Gattung gänzlich in Wegfall kommen.

Wo Bauch und Rücken scharf gesondert erscheinen, zeigt sich eine Tendenz zur Verschiebung von Mund und After auf die Bauchseite.

Ganz eigenthümliche Verhältnisse finden sich bei der Gattung Rhopalodina (Fig. 732). Der Körper ist birnförmig, zu einem langen Stiele ausgezogen. Am Ende dieses Stieles liegen dicht neben einander Mund und After, zwischen beiden die Geschlechtsöffnung. Am angeschwollenen Theile aber verlaufen 10 Doppellängsreihen von Ambulacralfüsschen, so dass es den Anschein hat, als ob Rhopalodina anstatt fünf zehn Radien besitze. In Wirklichkeit aber hat auch Rh. nur fünf

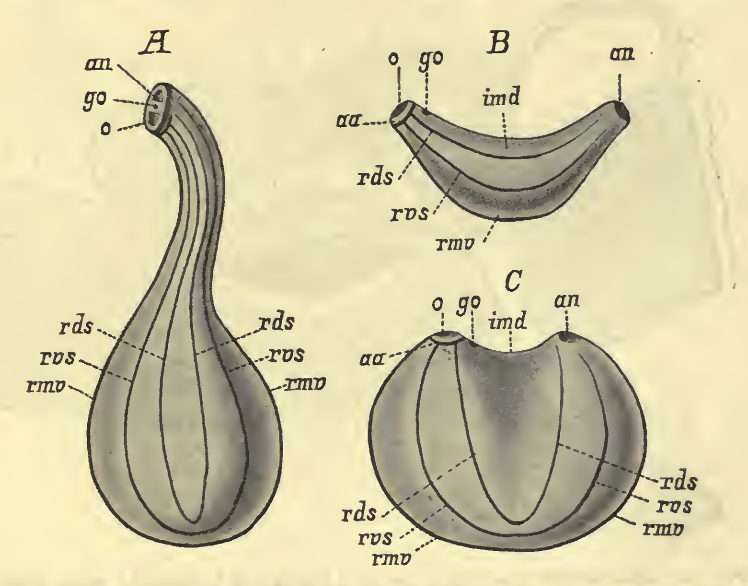


Fig. 732. Ableitung der Rhopalodina (*A*) von einer gewöhnlichen Holothurie (*B*), nach Ludwig. *C* Ideelle Zwischenform. *rds, rvs, rmv* **linker dorsaler, linker ventraler, medioventraler Radius,** *imd* **mediodorsaler Interradius,** *o* **Mund,** *an* **After,** *go* **Genitalöffnung,** *aa* **Wassergefässring.**

Radien. Man hat sich vorzustellen, dass der Körper einer gewöhnlichen dendrochiroten Holothurie vorn und hinten aufwärtsgekrümmt, dass das Vorder- mit dem Hinterende im dorsalen Interradius verschmolzen, und dass durch starke Verkürzung dieses Interradius der After dem Munde sehr nahe gerückt sei, um die Verhältnisse bei Rhopalodina zu erhalten, die übrigens am besten durch die nebenstehenden Abbildungen erläutert werden. Auf dem Wege zu diesen Verhältnissen scheint die Gattung Ypsilothuria stehen geblieben zu sein.

Bei der Gattung Psychropotes (Fig. 604, p. 872) verlängert sich der Rücken über den After hinweg in einen langen, nach hinten gerichteten Schwanzanhang. Peniagone ist durch einen quer auf dem Nacken sich erhebenden, nach vorn geneigten Kamm ausgezeichnet. Ueber die Schwimmscheibe von Pelagothuria vergl. p. 873 und Fig. 605 und 606.

IV. Lage und Anordnung der wichtigsten Organe in den Radien.

Im Interesse der Uebersichtlichkeit ist es nützlich, in einem besonderen Abschnitt die Lage und Anordnung der Organe in den Radien zu besprechen. Das geschieht am besten durch Beschreibung von Querschnitten. Bei den Asteroideen, Ophiuroideen und Crinoideen, wo der Körper in der Richtung der Radien zu Armen ausgezogen ist, wird es sich um Querschnitte der Arme handeln; bei den Holothurien und und Echinoideen um Querschnitte eines radialen Bezirkes der Leibeswand.

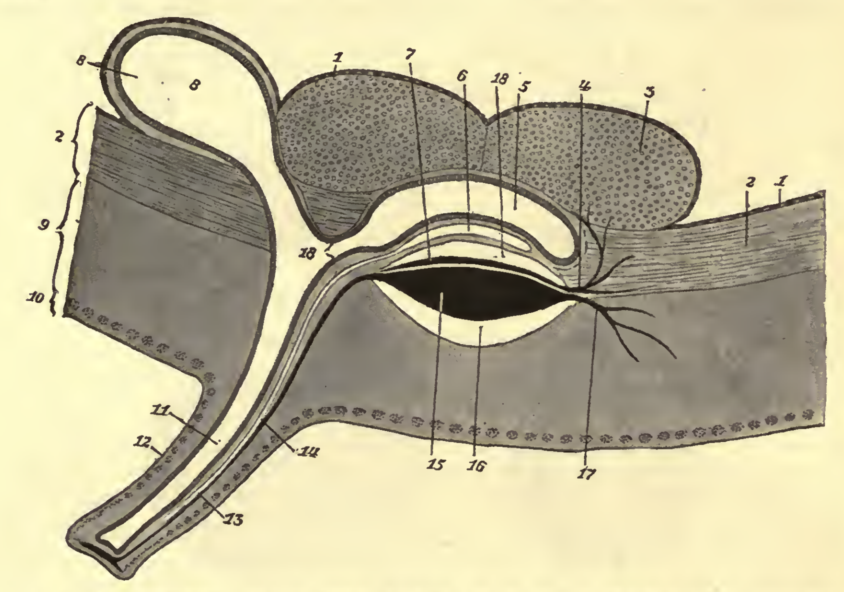


Fig. 733. Querschnitt durch einen radialen Bezirk der Leibeswand einer Holothurie, halbschematisch. 1 Endothel der Leibeshöhle, 2 Ringmusculatur, 3 Längsmuskeln, 4 motorischer Nerv, 5 radiärer Wassergefässkanal, 6 radiäre Blutlacune, 7 radiäre Leiste des tiefliegenden oralen Nervensystems, 8 Ampulle, 9 Cutis, 10 Epidermis, 11 Füsschenkanal des Wassergefässsystems, 12 Füsschen, 13 Füsschennerv, 14 Füsschengefäss, 15 radiärer Nervenstrang des oberflächlichen oralen Systems, 16 Epineuralkanal, 17 peripherer Nerv, 18 Pseudohämalkanal.

Holothurioidea (Fig. 733). Auf einem Querschnitt durch einen radialen Bezirk der Leibeswand einer actinopoden Holothurie sehen wir von aussen nach innen:

a) das äussere Körperepithel;

b) die Cutis oder die bindegewebige Schicht der Leibeswand mit den Kalkkörpern;

c) den Epineuralkanal;

d) den radiären Nervenstamm des oberflächlichen, oralen Systems;

e) den radiären Nervenstrang des tiefliegenden, oralen Systems;

f) den subneuralen Pseudohämalkanal;

g) die radiäre Blutlacune (radiäres Blutgefäss);

h) den Radialkanal des Wassergefässsystems, die quer vom ihm abgehenden Füsschenkanäle und eventuell auch die Füsschenampullen;

i) die Ringmusculatur des Körpers;
k) die Längsmusculatur des Körpers;
l) das Endothel der Leibeshöhle.

Die Figur erläutert auch die Beziehungen eines Saugfüsschens zu Füsschenkanal und Ampulle.

Diese Uebersicht passt für die Paractinopoda (Synaptiden) insofern nicht, als bei diesen die Radialkanäle des Wassergefässsystems durchaus fehlen.

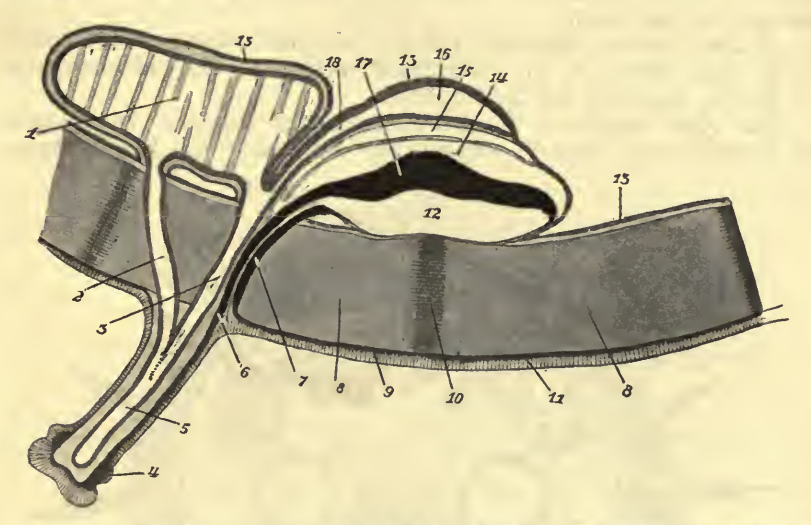


Fig. 734. Querschnitt durch einen radialen Bezirk der Leibeswand eines Seeigels, halbschematisch. 1 Ampulle, von Muskelfäden durchsetzt, 2 und 3 die beiden die Schale durchsetzenden Verbindungskanäle zwischen Ampulle und Füsschenkanal 5, 4 Ringnerv an der Endscheibe des Füsschens, 5 Füsschenkanal, 6 Füsschennerv, 7 Hautnerv, 8 Schalensubstanz der Ambulacralplatten, 9 Nervenplexus in der Tiefe des Körperepithels, 10 Sutur zwischen zwei Platten der beiden aneinander stossenden Ambulacralplattenreihen, 11 Körperepithel, 12 Epineuralkanal, 13 Endothel der Leibeshöhle, 14 Pseudohämalkanal, 15 radiales Blutgefäss, 16 Radialkanal des Wassergefässsystems, 17 radiärer Nervenstrang, 18 Seitenkanal des Radialkanals des Wassergefässsystems zur Ampulle.

Echinoidea (Fig. 734). Auf einem Querschnitt durch ein Ambulacralfeld finden wir:
a) das äussere Körperepithel;
b) die Cutis, fast vollständig verkalkt als Ambulacralplatten;
c) den epineuralen Sinus;
d) den radiären Nervenstamm;
e) den subneuralen Sinus = Pseudohämalkanal;
f) das radiäre Blutgefäss;
g) den Radialkanal des Wassergefässsystems;
h) das Endothel der Leibeshöhle.

Die Figur erläutert gleichzeitig die Beziehungen der Füsschen zu den Füsschenampullen, den Doppelporus etc.

Asteroidea (Fig. 735). Auf dem Querschnitt durch die untere (orale) Wand eines Seesternarmes beobachten wir von aussen nach innen:

a) das die Ambulacralfurche überziehende Körperepithel, welches auf der im Grunde der Furche vorspringenden Längsleiste verdickt ist und hier enthält

b) den (im Epithel selbst liegenden) radiären Nervenstrang.

Wir sehen ferner:

c) unter dem letzteren rechts und links die Stränge des tiefliegenden, oralen Nervensystems;

d) den radiären Pseudohämalkanal, der durch ein senkrechtes Septum in zwei seitliche Theile getheilt ist;

e) den Radialkanal des Wassergefässsystems mit den von ihm abgehenden Füsschenkanälen. (Alle diese Theile sind durch spärliches Bindegewebe gesondert.)

f) Die Ambulacralplatten mit den sie verbindenden Quermuskeln.

g) Nach innen, in die Leibeshöhle vorragend, die Fühlerampullen.

h) Das Endothel der Leibeshöhle.

Die Figur erläutert die Beziehungen der Ampulle zu Füsschen und Füsschenkanal und die Organe der Apicalseite des Seesternarmes.

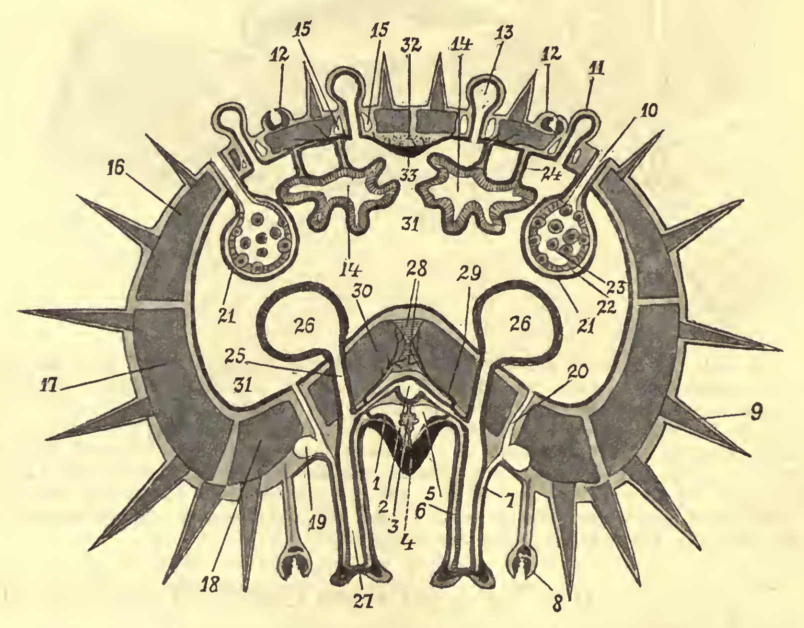


Fig. 735. **Querschnitt durch einen Seesternarm**, Schema. 1 Leisten des tiefliegenden, oralen Nervensystems, 2 Radialkanal des Wassergefässsystems, 3 Fortsetzung des Axialorganes in den Arm, 4 radiäre Nervenleiste des oberflächlichen oralen Systems, 5 Pseudohämalkanal, 6 und 7 Füsschenäste des Pseudohämalsystems, 8 Pedicellarie, 9 Stachel, 10 Geschlechtsöffnung, 11 Kiemenbläschen (Papula), 12 sitzende Pedicellarie, 13 Fortsetzung der Leibeshöhle in das Kiemenbläschen, 14 Armdivertikel des Magens, 15 Ringsinus des Schizocöls um die Kiemenbläschen herum, 16 Supramarginalplatte, 17 Inframarginalplatte, 18 Adambulacralplatte, 19 Marginalkanal des Pseudohämalsystems, 20 sein Verbindungskanal zur Leibeshöhle, 21 Endothel der Leibeshöhle, 22 Genitalsinus des Cöloms, 23 Gonade (Ovarium), 24 Mesenterien der Magendivertikel, 25 Ampullenkanal des Wassergefässsystems, 26 Ampulle, 27 Füsschenkanal, 28 obere und untere Quermuskeln des Ambulacralskeletes, 29 motorische Aeste des tiefliegenden oralen Nervensystems, 30 Ambulacralplatten, 31 Armhöhle (Cölom), 32 apicaler Längsmuskel des Armes, 33 Nervenleiste des apicalen Nervensystems.

Ophiuroidea (Fig. 736). Auf einem Querschnitt durch einen Arm findet man von der unteren (oralen) bis zur oberen (apicalen) Seite:

a) das Körperepithel;

b) das Bauchschild;
c) den radiären Epineuralkanal;
d) den radiären Nervenstamm des oberflächlichen, oralen Systems;
e) die radiären Nervenstränge des tiefliegenden, oralen Systems;
f) den (subneuralen) radialen Pseudohämalkanal;
g) den Radialkanal des Wassergefässsystems;
h) die Kalkmasse des Wirbels, welche von den Fühlerkanälen durchsetzt wird, eventuell die Zwischenwirbelmusculatur;
i) das Endothel der Leibeshöhle;
k) die sehr eingeengte Leibeshöhle selbst (Enterocöl);
l) die dorsale (apicale) Leibeswand, die uns hier nicht weiter interessirt.

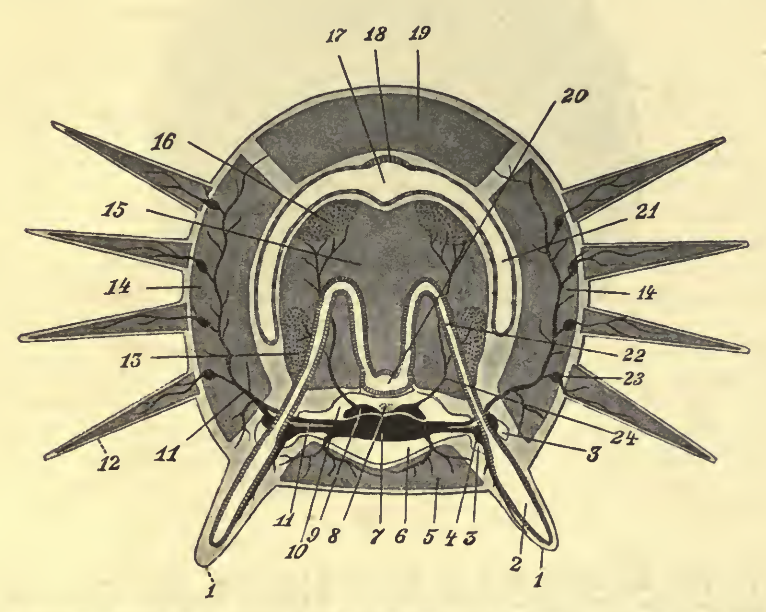


Fig. 736. Querschnitt durch den Arm eines Ophiuroideen, schematisch. 1 Ambulacraltentakel, 2 sein Wassergefässkanal, 3 epineuraler Ringkanal an der Basis der Tentakel, 4 Ringganglion an der Basis der Tentakel, 5 Bauchschild, 6 radiärer Epineuralkanal, 7 radiärer Nervenstrang des oralen oberflächlichen Systems, 8 Fortsetzung des Axenorganes in den Arm (?), 9 radiäre Stränge des tiefliegenden oralen Nervensystems, 10 radiärer Pseudohämalkanal, 11 peripherer Nervenast des radiären Nervenstranges, 12 Stachel, 13 untere (orale) Zwischenwirbelmuskeln, quer durchschnitten, 14 Marginal- oder Seitenschild, 15 Wirbel, 16 obere (apicale) Zwischenwirbelmuskeln, 17 Dorsalkanal der Armhöhle (Cölom), 18 wimpernder Endothelstreifen, 19 Rückenschild, 20 Radialkanal des Wassergefässsystems, 21 seitliche, sich segmentweise wiederholende Abschnitte der Armhöhle, 22 Tentakelast des Wassergefässsystems, 23 Ganglion an der Basis der Stacheln, 24 motorischer Nervenast (des tiefliegenden oralen Systems).

Crinoidea (Fig. 737). Auf dem Querschnitt eines Crinoidenarmes treffen wir, von der Oralseite zu der Apicalseite fortschreitend:
a) das die Nahrungfurche überziehende Körperepithel;
b) in der Tiefe dieses Epithels den radiären Nervenstrang des oberflächlichen oralen Systems;
c) unter dem Epithel einen kleinen (nicht constanten) Schizocölkanal (Pseudohämalkanal);

d) den Radialkanal des Wassergefässsystems;

e) zu beiden Seiten desselben die paarigen, subepithelialen Längsnerven der Arme;

f) drei Radialsinusse, und zwar zunächst 2 paarige, die durch ein senkrechtes Septum getrennt sind, die sogenannten Ventral- oder Subtentacularkanäle, und dann einen dritten unpaaren, den Dorsalkanal, der von den beiden ersten durch ein horizontales (queres) Septum getrennt ist.

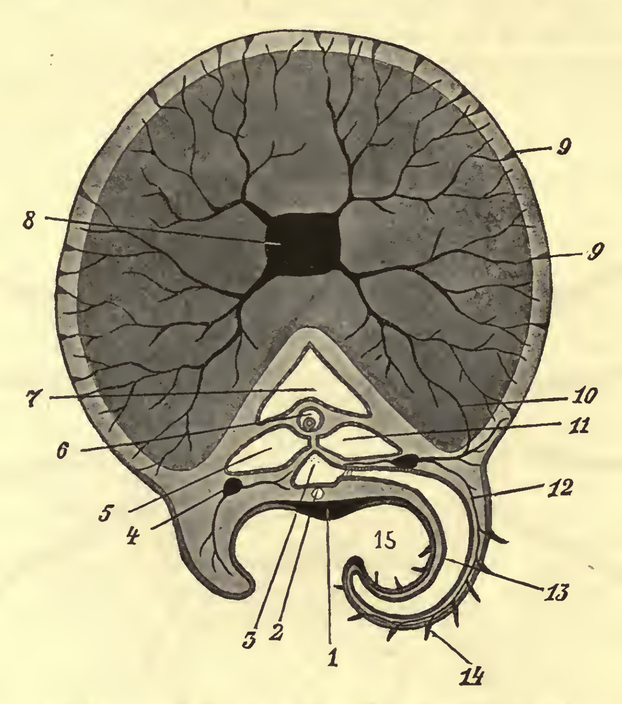


Fig. 737. Querschnitt durch den Arm eines Crinoideen, schematisch. 1 Radiärer Nervenstrang des oberflächlichen oralen Systems, 2 radiärer Pseudohämalkanal, 3 Radialkanal des Wassergefässsystems, 4 die paarigen tiefliegenden Längsnerven der Arme, 5, 7 und 11 die 3 radiären Sinusse des Armcöloms, 6 Genitalsinus mit Genitalrachis, 7 siehe sub 5, 8 Nervenstrang des apicalen Nervensystems, 9 Nervenendigungen an der Oberfläche, 10 Verbindungszweig zwischen 4 und 8, 11 siehe 5, 12 Tentakelnerv, 13 Tentakelkanal des Wassergefässsystems, 14 Sinneskegel am Tentakel, 15 Nahrungsfurche des Armes.

Alle diese Theile liegen in ziemlich spärlichem Bindegewebe. Zwischen ihnen in der Mitte verläuft

g) der enge Genitalsinus mit der in ihm enthaltenen Genitalröhre (Rachis);

h) es folgt das Skeletglied des Armes, resp. die apicalen und oralen Muskeln oder Bänder, welche die aufeinander folgenden Armglieder verbinden.

i) In der Mitte des Armgliedes ist der Nervenkanal (Axenkanal) durchschnitten mit dem von ihm umschlossenen radiären Strange des apicalen Nervensystems.

Die Figur zeigt auch die Tentakeln und die Verbindungsnerven zwischen den paarigen Radiärnerven des oralen und dem radiären Nervenstrang des apicalen Nervensystems.

V. Das Integument.

Das Integument der Echinodermen besteht 1) aus dem den ganzen Körper mit allen seinen Fortsätzen und Anhängen überziehenden, einschichtigen Körperepithel und 2) einer darunter liegenden, mächtigen Bindegewebsschicht (der Cutis oder dem Corium) die mesenchymatösen Ursprungs ist und in der die verschiedenartigen Skeletbildungen zur Ausbildung gelangen. Die Cutis bildet weitaus den grössten Theil der Leibeswand. Sie ist innen entweder direct vom Endothel der Leibeshöhle ausgekleidet, oder es schiebt sich zwischen sie und dieses Endothel Musculatur ein (Holothurien, Asteroidea).

1) Das Körperepithel. a) Es ist deutlich von der darunter liegenden Cutis gesondert bei den Echinoideen, Asteroideen, vielen Holothurien und auf der Oralseite der Scheibe und der Arme der Crinoiden, ferner bei den Euryalae.

Bei den Ophiuroideen (excl. Euryalae) und auf der Apicalseite der Scheibe und Arme der Crinoiden existirt keine irgendwie deutliche Grenze zwischen Körperepithel und Cutis. Eine solche Grenze lässt sich allerdings auf sehr frühen Jugendstadien nachweisen. Nachher aber scheinen sich die Elemente beider Gewebsformen unter Verwischung ihrer Grenzen zu vermengen, und es bildet sich Skeletsubstanz bis ganz an die Oberfläche des Integumentes.

Auch bei manchen Holothurien ist das Körperepithel als solches sehr undeutlich. Bei Cucumaria z. B. tritt die Cutis an die Oberfläche des Integumentes, und das Körperepithel präsentirt sich in der Gestalt von in die periphere Lage der Cutis eingestreuten Nestern von Zellen. Eine jede Zelle entsendet einen dünnen Fortsatz an die Oberfläche des Integumentes.

b) Das Körperepithel ist gewöhnlich von einer Cuticula von verschiedener Dicke überzogen.

c) Das Körperepithel ist auf der ganzen Oberfläche des Körpers bewimpert bei den Asteroideen und Echinoideen. Bei den Crinoideen ist nur das Epithel der Nahrungsfurchen bewimpert.

Cilienlos ist die Haut der Ophiuroideen, Crinoideen (mit Ausnahme der Nahrungsfurchen) und Holothurien.

d) Das Körperepithel der Asteroideen ist drüsenreich. Es handelt sich gewöhnlich um einzellige Drüsen (Becherdrüsen, Körnerdrüsen u. s. w.), die im Niveau des Epithels verbleiben. Bei Echinaster sepositus kommen indessen auch grosse, vielzellige Drüsen vor, deren birn- und kugelförmiger Körper in die Cutis hineintaucht. Auch in der Haut von Holothurien sind Drüsen beschrieben worden, und es wird sich wahrscheinlich herausstellen, dass gewisse Epithelzellen der Echinoideen einen drüsigen Charakter besitzen.

e) Das Hautpigment kann sowohl dem Epithel als der Cutis angehören. Nicht selten kommt Pigment in beiden Integumentschichten vor.

f) Ueber epitheliale Sinneszellen, Ganglienzellen und Nervenfasern wird an einer anderen Stelle berichtet.

2) Die Cutis der Echinodermen ist immer sehr dick, doch schwankt ihre Mächtigkeit je nach den Gattungen und Arten ausserordentlich. Sie scheint überall zu bestehen a) aus einer Grund- oder Inter-

cellularsubstanz von gallertiger bis knorpeliger Consistenz und b) aus spindelförmigen, sternförmigen etc. Bindegewebszellen mit Kern, die in diese von ihnen abgeschiedene Intercellularsubstanz eingebettet sind. Es kommen ferner c) bei allen Echinodermen auch in der Cutis jene gekörnten Plasmazellen oder Wanderzellen (Amöbocyten) vor, die sich auch in den verschiedenen Leibesflüssigkeiten finden und sich nach Art von Amöben in den verschiedenen Geweben und durch die verschiedenen Gewebe hindurch bewegen können.

Bei Holothurien können sich die Wanderzellen in der tiefen, lockereren Schicht der Cutis so stark ansammeln, dass man von einer Wanderzellenschicht spricht.

Das Kalkskelet der Körperwand der Echinodermen, mag dasselbe aus isolirten Kalkkörperchen wie bei den Holothurien oder aus grösseren Stücken mit Gitter- oder Schwammstructur wie bei den übrigen Echinodermen bestehen, liegt immer in der Cutis. Auf Schnitten durch die entkalkte Körperwand sieht man die Lücken, in welchen das Skelet lag. Mit anderen Worten, die bindegewebige Cutis füllt alle die Hohlräume des schwammigen Kalkskeletes aus. Indem die Wanderzellen durch die mit Cutisgewebe ausgefüllten Lücken im Kalkskelet an die Oberfläche wandern können, mögen sie eine wichtige Rolle bei der Ernährung der an der Oberfläche des Skeletes liegenden Weichtheile besonders bei den Asteroideen und Echinoideen spielen.

Es scheint, dass auch die Intercellularsubstanz sich gelegentlich in Fasern differenziren kann, die aber immer schwer von den Fasern zu unterscheiden sind, welche Fortsätze von Bindegewebszellen darstellen.

Wo zwei Skeletstücke durch eine Sutur vereinigt sind, wird diese Sutur durch dicht gedrängte, parallel verlaufende Fasern gebildet, welche das Grundgewebe des einen Stückes mit demjenigen des andern verbinden.

VI. Das Wassergefässsystem

(Ambulacralgefässsystem, Hydrocöl)

ist ein System von Flüssigkeit erfüllter Kanäle, für deren Anordnung folgendes Schema entworfen werden mag.

Eine äussere Oeffnung, der Madreporit, führt zunächst in einen bläschenförmigen Abschnitt des Cöloms, die Madreporitenampulle. Diese steht selbst wieder durch einen Steinkanal (so genannt, weil der bindegewebige Theil seiner Wandung häufig verkalkt ist) mit einem den Schlund umgebenden Ringkanal in Verbindung. In die Madreporitenampulle mündet ausserdem der dem Steinkanal in seinem Verlaufe folgende Axensinus der Leibeshöhle, welcher eine Lymphdrüse, das Axialorgan, umschliesst.

Der Ringkanal kann verschiedene Anhangsgebilde tragen, die vorwiegend die Rolle von Lymphdrüsen zu spielen scheinen und als Poli'sche Blasen, Tiedemann'sche Körperchen etc. bezeichnet werden.

Vom Ringkanal aus verlaufen in die Radien des Körpers (in der Leibeswand oder dieser innen dicht anliegend) ebenso viele Radial-

kanäle, als Radien vorkommen (also gewöhnlich 5). Die Radialkanäle entsenden zu beiden Seiten Füsschenkanäle, welche in äussere Anhänge der Leibeswand eintreten und sie bis zu ihrer Spitze, wo sie blind endigen, durchziehen. Diese schwellbaren Anhänge sind gewöhnlich in grosser Zahl vorhanden und dienen entweder als Füsschen zur Locomotion (Holothurioidea, Echinoidea pro parte, Asteroidea) und sind dann mit einer terminalen Saugscheibe ausgestattet, oder als Tentakel, Tentakelkiemen etc. zum Tasten, zur Athmung, zur Nahrungszufuhr (Echinoidea pro parte, Ophiuroidea, Crinoidea). Mit den Füsschenkanälen stehen sehr häufig (Holothurioidea, Echinoidea, Asteroidea) bläschenförmige contractile Anhangsgebilde, die Füsschenampullen, in Verbindung, die zum Schwellen der Füsschen dienen. Besondere Klappenvorrichtungen verhindern dabei ein Zurückströmen der Wassergefässflüssigkeit in den Radialkanal.

Die grössten Abweichungen von diesem Schema, die in den 5 Klassen der Stachelhäuter angetroffen werden, betreffen den Madreporiten, die Madreporitenampulle und den Steinkanal. Sie werden unten im Einzelnen besprochen.

Was den Bau der Wandungen des Wassergefässsystems anbetrifft, so finden wir im Allgemeinen zu innerst ein das Lumen begrenzendes Wimperepithel. Auf dieses folgt in den meisten Abschnitten (immer in den Ambulacralanhängen) eine Längsmuskelschicht. Nach aussen von dieser letzteren liegt eine bindegewebige Schicht, und zu äusserst kommt fast immer ein äusseres, wimperndes Epithel. Letzteres ist an den äusseren Ambulacralanhängen (den Füsschen und Tentakeln) nichts anderes als das äussere Körperepithel; es ist an den in die Leibeshöhle vorragenden oder in ihr liegenden Theilen des Wassergefässsystems das Endothel der Leibeshöhle. Selten fehlt das äussere Epithel ganz, an solchen Theilen des Wassergefässsystems nämlich, welche in der Dicke der Leibeswand verlaufen. Eine Ringmusculatur wird selten und nur an localisirten Stellen angetroffen.

Nicht nur am Steinkanal, sondern auch in anderen Abschnitten des Wassergefässsystems kann es in der bindegewebigen Schicht der Wandung zur Bildung von Kalkkörperchen kommen. Dies geschieht ausnahmslos in den locomotorischen Füsschen.

Die Inhaltsflüssigkeit des Wassergefässsystems ist Meereswasser mit Spuren von etwa 0,5—2 Proc. gelöster Eiweisskörper. In ihr flottiren amöboide Zellen (Lymphkörperchen) und gefärbte Körnchen, die häufig zu Klümpchen vereinigt sind. Sie erscheint bisweilen blass gelblich oder röthlich gefärbt.

Eine Frage, die immer wieder discutirt wird, ist die nach der Herkunft der Inhaltsflüssigkeit. Die Ansicht, die am meisten begründet zu sein scheint, ist auch heute noch die, dass Meereswasser durch Madreporit und Steinkanal einströmt. Doch wurde dieser Ansicht die diametral entgegengesetzte gegenübergestellt. Die angestellten Versuche scheinen sich zu widersprechen; sie sind schwer in entscheidender und einwandfreier Weise anzustellen.

A. Madreporit und Steinkanal.

I. Holothurioidea (Fig. 738, p. 1009). Als ursprüngliches Verhalten ist das zu betrachten, dass nur ein Steinkanal vorkommt,

dass dieser am dorsalen Mesenterium (vergl. p. 997 u. 1029) befestigt ist, dass sein Madreporit mediodorsal im Integumente liegt und dass sein oder seine Porenkanäle direct nach aussen münden.

Ein solches Verhalten ist im erwachsenen Zustande nur bei gewissen Elasipoden und bei Pelagothuria verwirklicht.

Bei der grossen Mehrzahl der Holothurien verliert vielmehr der Steinkanal seine directe Communication mit der Aussenwelt, und es bildet sich an seinem distalen, nunmehr in der Leibeshöhle liegenden Ende ein neuer, innerer Madreporit, durch dessen Porenkanäle eine Communication zwischen Steinkanal und Leibeshöhle hergestellt wird.

Bei einer relativ geringen Anzahl von Holothurien (niemals bei den Molpadiden und Elasipoden) nimmt die Zahl der Steinkanäle (meist unter Verkürzung der einzelnen Kanäle) zu und kann schliesslich eine sehr grosse (über 160) werden.

Der innere Madreporit bildet eine verschieden gestaltete Anschwellung an dem häufig S-förmig oder spiralig gewundenen Steinkanal. — Nur der primäre Steinkanal, niemals die accessorischen, ist mit dem dorsalen Mesenterium verbunden. Die accessorischen flottiren frei in der Leibeshöhle, und dies gilt auch für den primären Steinkanal der Aspidochiroten, der sowohl seine Verbindung mit der Leibeswand, als diejenige mit dem Mesenterium eingebüsst hat.

Diejenigen Formen, welche mehr als einen Steinkanal besitzen, bilden auch bei den Synaptiden, Dendrochiroten und Aspidochiroten nur einen kleinen Bruchtheil. Die Zahl der accessorischen Kanäle ist eine bei den verschiedenen Formen ausserordentlich wechselnde; von systematischer Bedeutung scheint sie nicht zu sein, wie denn auch die Zahl der accessorischen Kanäle bei verschiedenen Individuen einer und derselben Art eine verschiedene sein kann. Wahrscheinlich knospen ontogenetisch die accessorischen Kanäle erst secundär aus dem Wassergefässring hervor, während der dorsomediane Steinkanal als primärer aus dem Communicationskanal des larvalen Hydrocöls mit der Aussenwelt hervorgeht.

Verästelte Steinkanäle, mit je einem Madreporiten am distalen Ende eines jeden Zweiges, kommen bei Synapta beselii Jäg. und Thyone chilensis Semp. vor.

Ueber den Madreporiten des primären (mediodorsalen) Steinkanals ist im Einzelnen Folgendes zu bemerken. Die einfachsten und wohl auch ursprünglichsten Verhältnisse treffen wir bei Pelagothuria und bei gewissen Elasipoden, nämlich bei Arten der Gattungen Scotoplanes, Kolga, Parelpidia, Elpidia, Peniagone und Benthodytes. Hier mündet der Steinkanal einfach durch einen einzigen, mediodorsal vor der Genitalöffnung gelegenen Porus nach aussen (Fig. 738 A). Bei anderen Arten der erwähnten Gattungen und bei Arten von Psychropotes, Laetmogone, Ilyodaemon findet sich mehr als ein Madreporitenporus, die Zahl der Poren ist je nach den Arten von 2 oder 3 bis zu 50 und mehr (Fig. 738 B).

In anderen Fällen (Arten der Elasipoden-Gattungen Irpa, Elpidia, Oneirophanta, Orphnurgus, Benthodytes und der Molpadiidengattungen Trochostoma und Ankyroderma) bleibt zwar der Steinkanal mit seinem distalen Ende noch der Leibeswand eingebettet, aber er hat den oder die Poren eingebüsst, die sein Lumen mit der Aussenwelt in

Verbindung setzten. Dafür treten nun an seinem noch in der Leibeshöhle liegenden distalen Theile seitlich neue Poren auf, welche nunmehr das Lumen des Steinkanales mit der Leibeshöhle in Communication setzen und den betreffenden erweiterten Abschnitt des Steinkanals zu einem inneren Madreporiten machen (Fig. 738 C). Andere Molpadiiden, sowie die Synaptiden und Dendrochiroten weichen nur dadurch ab, dass sich bei ihnen der Steinkanal vollständig von der Leibeswand losgelöst hat (Fig. 738 D). Bei den Aspidochiroten, die ebenfalls einen inneren Madreporiten besitzen, erscheint derselbe dadurch complicirt, dass seine Porenkanäle nicht direct in das Lumen des Steinkanals, sondern zunächst in einen Sammelraum münden, der seinerseits durch eine Oeffnung, gelegentlich auch durch mehrere Oeffnungen mit dem Lumen des Steinkanales communicirt.

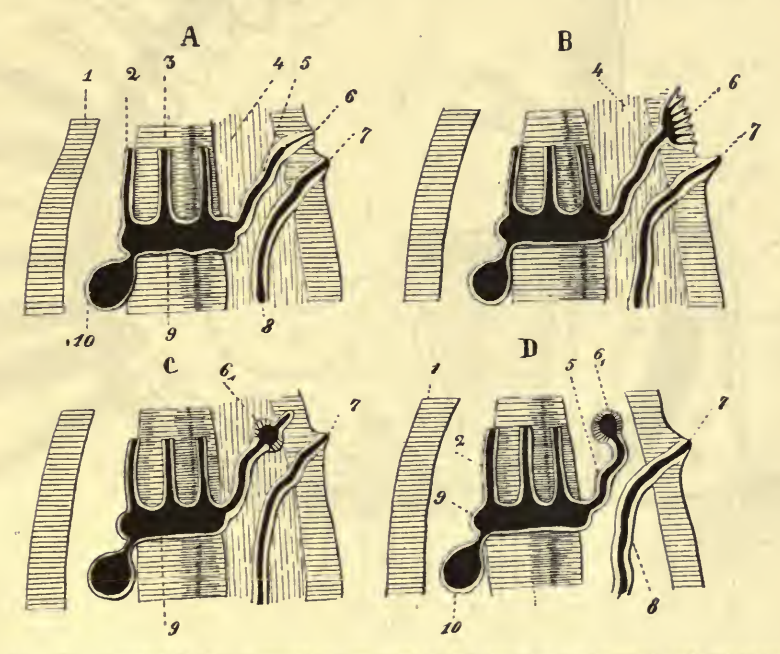


Fig. 738. Schemata zur Demonstration des verschiedenen Verhaltens des Steinkanals und Madreporiten bei den Holothurioideen. 1 Leibeswand, 2 Anfangsstücke der Radialkanäle, 3 Schlund, 4 dorsales Mesenterium, 5 Steinkanal, 6 äusserer Madreporit, 6_1 innerer Madreporit, 7 Genitalöffnung, 8 Geschlechtsleiter, 9 Ringkanal, 10 POLI'sche Blase.

II. Echinoidea (Fig. $739,_{33}$). Bei den Echinoideen ist der Steinkanal, soweit die Beobachtungen reichen, immer in der Einzahl vorhanden, und immer steht er durch Poren des Madreporiten mit der Aussenwelt in Verbindung. Diese Verbindung ist aber keine directe. Die Poren des Madreporiten führen nämlich zunächst in einen kleinen unter dem Madreporiten gelegenen Hohlraum, die Madreporenampulle, und in diese mündet einerseits der von unten herauf steigende Steinkanal, anderseits steht sie mit dem Axialsinus des Enterocöls, von dem anderswo gesprochen wird, in offener Communication. Der Steinkanal durchsetzt, von der Ampulle ausgehend und dem Axialsinus mit der in ihm enthaltenen Lymphdrüse folgend, die Leibeshöhle und steigt zum Wassergefässring herunter, welcher bei den Cidaroiden und Clypeastroiden unmittelbar

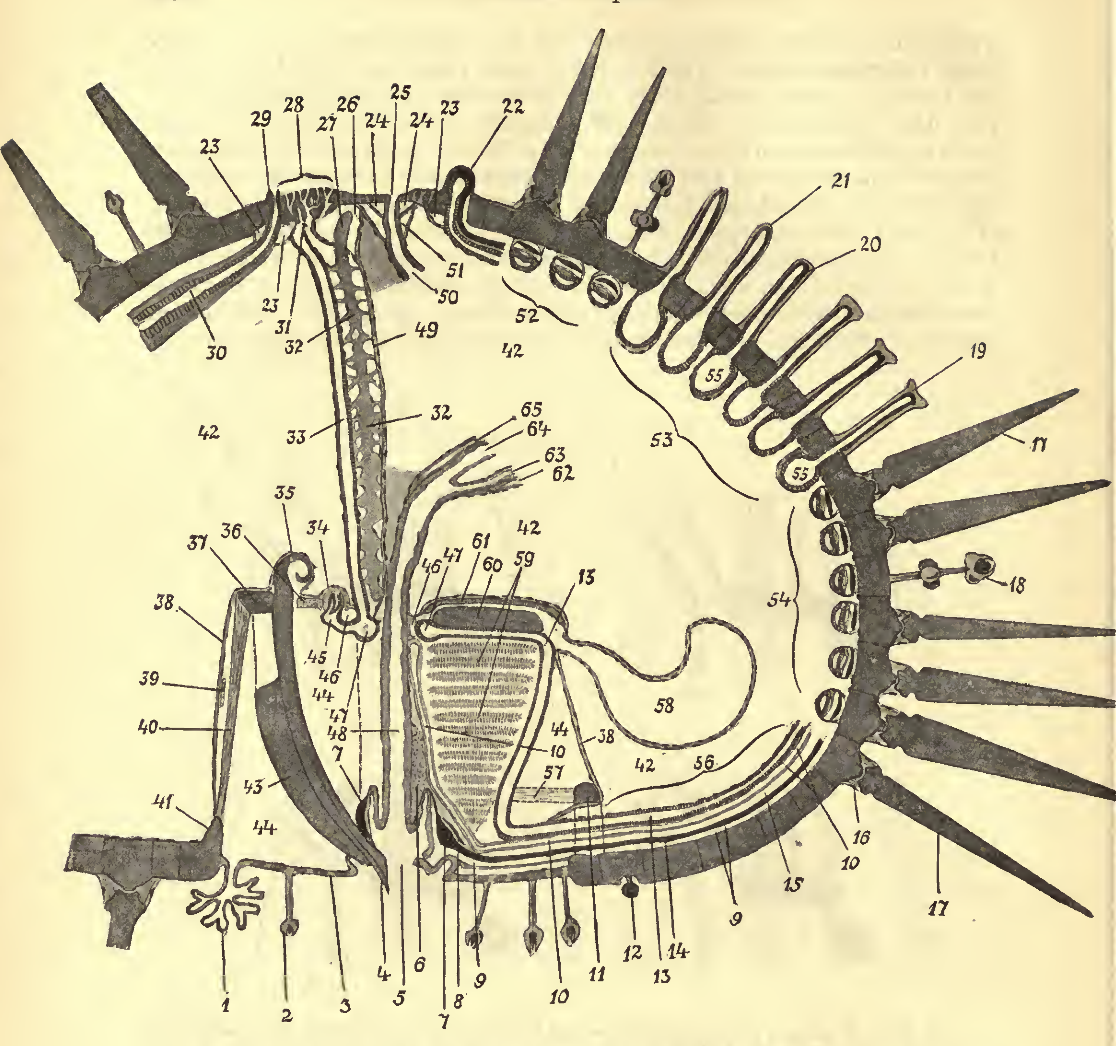


Fig. 739. **Schema der Organisation eines regulären Seeigels.** Schnitt in der Richtung der Hauptaxe. Die Schnittfläche liegt links interradial, rechts radial. Die linke Hälfte unvollständig dargestellt. 1 Aeussere Kieme (sie würde nicht exact in die Schnittfläche fallen, da 5 Paare interradial gelagerte Kiemen vorhanden sind), 2 Greifpedicellarie, 3 Mundhaut, 4 Zahn, 5 Mund, 6 bindegewebiges Polster, 7 Nervenring des oberflächlichen oralen Nervensystems, 8 tiefliegendes orales Nervensystem, 9 radiärer Epineuralkanal, 10 radiäres Blutgefäss, 11 Bogen der Ambulacralapophysen (Aurikel), 12 Sphaeridium in seiner Nische, 13 Radialkanal des Wassergefässsystems, 14 radiärer Nervenstrang (des oberflächlichen oralen Systems), 15 radiärer Pseudohämalkanal, 16 Ringganglion an der Stachelbasis, 17 Stachel, 18 Drüsenpedicellarie, 19 Ambulacralfüsschen mit Endscheibe, 20, 21 Ambulacraltentakel (ohne Endscheibe), 22 Endfühler, Terminaltentakel, durch den Porus in der Radialplatte (Ocellarplatte) hervortretend, 23 apicaler, genitaler Ringsinus, 24 Perianalsinus des Cöloms, 25 After, 26 Sinus, in welchen ein Fortsatz (27) des Axenorganes hineinragt, 27 aboraler Fortsatz des Axenorganes, 28 Madreporit, 29 Genitalöffnung auf der Genitalpapille, 30 Geschlechtsleiter, 31 Madreporitenampulle, in welche von unten Steinkanal und Axensinus münden, 32 Axenorgan, 33 Steinkanal, 34 Antheil der Blutlacunen an der Bildung der „Poli'schen Blasen", 35 Zahnwurzel, 36 Gabelstückmuskel (quer durchschnitten), 37 Bogen (Arcus) einer Kieferpyramide des Kauapparates, 38 Laternenmembran, 39 Band eines Gabelstückes, 40 Schliessmuskel der Zähne, 41 Interambulacralapophyse, 42 allgemeine

Leibeshöhle (Cölom), 43 Kiefer, 44 Peripharyngealsinus, Laternensinus des Cöloms, 45 Antheil des Wassergefässsystems an der Bildung einer „Poli'schen Blase“, 46 Ringgefäss des Blutlacunensystems, 47 Wassergefässring, 48 Oesophagus, 49 Axensinus des Cöloms, 50 Enddarm, 51 Perirectalsinus des Cöloms, bei 52 und 54 ist der Schnitt nicht ganz radial geführt, so dass er nicht wie bei 22 und 56 den Radialkanal des Wassergefässsystems getroffen hat, sondern neben ihm vorbei seine Seitenkanäle zu den Ampullen durchquert hat. Bei 53 liegt die Schnittebene noch etwas mehr abseits, so dass die Ampullen getroffen sind. Vergl. hierzu Fig. 734. 57 Oeffnungsmuskel der Zähne, 58 Stewart'sches Organ, 59 Zwischenkiefermuskeln, 60 Zwischenkieferstück, 61 Gabelstück, 62 und 65 Darmgefässe, 63 Nebendarm, 64 Hauptdarm. Der Nebendarm verläuft in Wirklichkeit an der axialen Seite des Hauptdarmes.

über dem Kaugerüst, bei den Spatangoiden unmittelbar über dem Munde den Schlund umgiebt. Bei den beiden ersten Gruppen ist der Steinkanal kurz und ziemlich gerade, bei den Spatangoiden ansehnlich lang und in Windungen verlaufend.

Ueber die möglicherweise grosse morphologische Bedeutung der Ampulle vergl. den Abschnitt: Ontogenie.

Echinocyamus pusillus, ein Clypeastride, zeigt im erwachsenen Zustande embryonale Verhältnisse, indem der Madreporit einen einzigen Porus aufweist. Alle anderen darauf untersuchten Echinoideen besitzen im erwachsenen Zustande mehrere bis zahlreiche Poren. Die Zahl der Poren nimmt mit dem Alter und Wachsthum zu.

Die Porenkanäle, welche den Madreporiten durchsetzen, können mit einander anastomosiren. Sie können mit mehreren inneren Poren in die Ampulle einmünden oder eine gemeinsame innere Oeffnung besitzen. Bei den Spatangiden durchsetzen sie die Substanz eines ansehnlichen in den Hohlraum der Schale hineinragenden Skeletfortsatzes (Apophyse) des Madreporiten.

Die Verhältnisse des Steinkanals der Spatangoiden bedürfen einer erneuten Untersuchung, da sich die vorliegenden Angaben widersprechen. Der Steinkanal soll sich nach der einen Angabe (Echinocardium) auf seinem Wege zum Wassergefässring in Zweige und Verästelungen auflösen, die mit dem axialen Blutlacunensystem communiciren; nach einer anderen Angabe soll er (bei Spatangus purpureus) blind endigen, und es soll überhaupt der Wassergefässring in keiner offenen Verbindung mit dem apicalen Steinkanal stehen. Immerhin geht vom Wassergefässring ein Kanal dem Steinkanal entgegen, ohne ihn zu erreichen. Irgend eine Communication mit dem Lacunensystem wird von dieser Seite auf das bestimmteste geleugnet.

III. Asteroidea. Bei allen Seesternen ist der Madreporit ein äusserer und tritt in Form einer von zahlreichen Poren durchsetzten Skeletplatte auf, die immer interradial auf der Apicalseite der Scheibe gelagert ist. Der Steinkanal steigt, im Axensinus verlaufend und an seine Wand durch ein Band befestigt, direct zu dem den Schlund umgebenden Wassergefässring herunter, in den er interradial einmündet. Die Wand des Steinkanals ist gewöhnlich stark verkalkt und sein Lumen durch von der Wand vorragende, sich häufig verästelnde Falten in mehr oder weniger complicirter Weise in Fächer, Nischen etc. eingetheilt. Eine Vermehrung des Steinkanals und der Madreporenplatte gehört unter den Asteroiden nicht gerade zu den Seltenheiten. So besitzen alle Seesternarten, die sich auf ungeschlechtlichem Wege (durch Theilung) fortpflanzen, mehr als einen Steinkanal.

Interessant sind die Beziehungen des Madreporiten zum Axialsinus.

Es münden nämlich nicht alle Poren der Madreporenplatte in den Steinkanal, sondern ein Theil mündet direct in den Axialsinus. Eine directe Communication zwischen Steinkanal und Axialsinus findet hingegen beim erwachsenen Thiere nicht statt.

Die Madreporenplatte erscheint äusserlich durch von der Peripherie gegen das Centrum zustrahlende Furchen verziert (Fig. 740), in deren Grund die Porenöffnungen liegen. Die in der Substanz des Madreporiten zum Steinkanal verlaufenden Porenkanäle selbst anastomosiren in bestimmter, hier nicht näher zu besprechender Weise mit einander.

Fig. 740. Fig. 741.

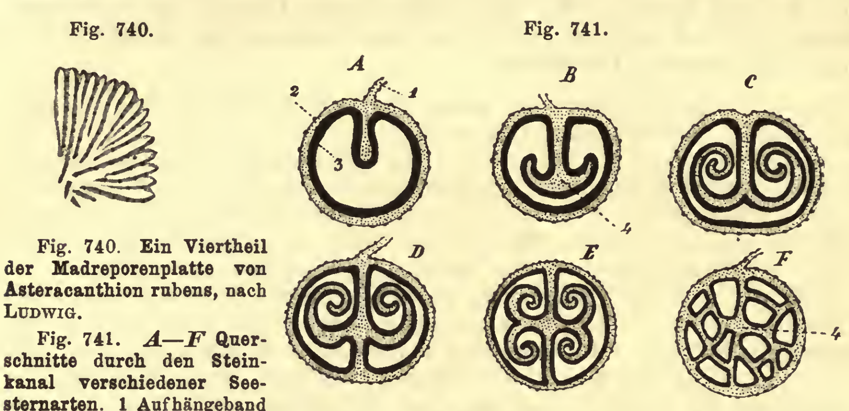


Fig. 740. Ein Viertheil der Madreporenplatte von Asteracanthion rubens, nach Ludwig.

Fig. 741. *A—F* Querschnitte durch den Steinkanal verschiedener Seesternarten. 1 Aufhängeband des Steinkanals an der Wand des Axensinus, 2 Endothel des Axensinus, 3 inneres Epithel des Steinkanals, 4 bindegewebiger Theil der Wand.

Die Oberflächenvergrösserung der inneren Wand des Steinkanals (Fig. 741) bietet einiges Interesse. Die bindegewebige, mittlere Schicht nimmt ebenfalls an ihrer Bildung Theil, so dass die in das Lumen vorragenden Falten ebenfalls verkalken können. Am einfachsten sind die Verhältnisse bei den Echinasterideen und Asterias tenuispina, wo sich an der Innenwand des Steinkanals eine vorspringende Längsleiste findet (Fig 741 A). Bei Asterina weicht der freie Rand dieser Falte in zwei Lamellen auseinander, so dass der Querschnitt Y- oder ankerförmig wird (B). Die Lamellen können sich aufrollen (Arten von Asterias, Pentaceros, Gymnasteria, C). Bisweilen durchsetzt die Leiste als Septum das ganze Lumen des Kanals (D) und trägt dann auf jeder Fläche eine aufgerollte Lamelle (Arten von Astropecten). Es kann auch das ganze Lumen in unregelmässiger Weise von auf dem Querschnitt netzförmig sich anordnenden Scheidewänden durchsetzt sein (Luidia, Culcita, Arten von Astropecten und Ophidiaster, F).

Zahl der Steinkanäle und Madreporenplatten. Mehrfache Madreporiten und Steinkanäle (2—5 und mehr) sind nicht selten bei 6-, 7- und mehrarmigen Exemplaren normalerweise 5-armiger Seesternarten beobachtet worden. Es giebt aber auch (5- und mehrarmige) Arten, welche normalerweise mehr als einen Madreporiten besitzen (Asterias capensis, polyplax, Ophidiaster Germani, Acanthaster echinites und Ellisii). Dagegen haben die Arten der Gattungen Solaster, Heliaster, Luidia, die normalerweise durch sehr zahlreiche Arme ausgezeichnet sind, nur einen Madreporiten. Wenn mehr als ein Madreporit vorhanden

ist, so liegen die Madreporiten in der Regel in verschiedenen Interradien. Doch wurden auch Fälle beobachtet, wo zwei Steinkanäle in einem und demselben Interradius, ja sogar in einem und demselben Axialsinus vorkamen.

IV. Ophiuroidea. Als Regel gilt, dass ein einziger Madreporit mit einer einzigen Porenöffnung und ein einziger Steinkanal vorhanden ist. Die Porenöffnung findet sich nicht, wie bei den Asteroideen und Echinoideen, auf der Apicalseite des Körpers, sondern sie ist bei den erwachsenen Ophiuroideen auf die Oralseite der Scheibe verlagert, wo sie in einem Interbrachialfeld asymmetrisch an dem der Bursalspalte zugekehrten Rande des betreffenden Mundschildes liegt. Dieser letztere wird dadurch zur Madreporenplatte. Die Porenöffnung führt zunächst

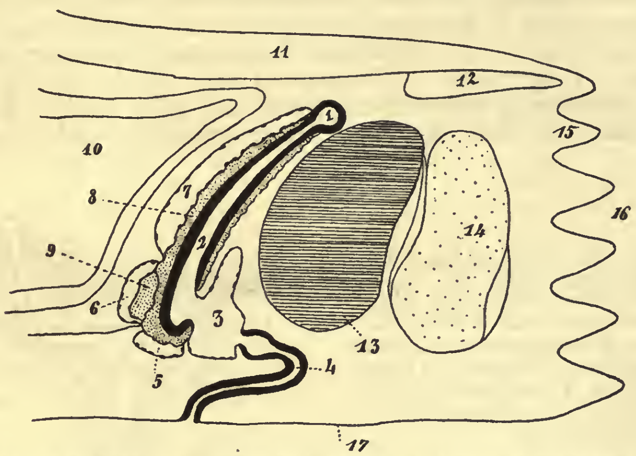


Fig. 742. Steinkanal und benachbarte Theile von Amphiura squamata, schematisch auf einem senkrechten Schnitt durch den betreffenden Scheibeninterradius. 1 Ringkanal, 2 Steinkanal, 3 Ampulle, 4 Madreporitenkanal, 5 und 7 Axensinus (?), 6 ringförmiger Genitalsinus, 8 Axenorgan, 9 Genitalrachis, 10 Bursaltasche, 11 orale Wand des Darmes, 12 Peristomalsinus, 13 Interradialmuskel, 14 Ringnerv, 15 Zähne, 16 Mund, 17 orale Oberfläche der Scheibe.

in eine Ampulle (Fig. 742), welche wahrscheinlich dem Axialsinus der Asteroideen und Echinoideen entspricht. In diese Ampulle öffnet sich der vomRingkanal herunter steigende Steinkanal. Ein grosser Theil der Ampulle liegt auf der dem Munde zugekehrten Seite des Steinkanals. In Folge der Lage der Porenöffnung nimmt also bei den Ophiuren der aus dem Wassergefässring interradial entspringende Steinkanal einen nach unten (oralwärts) gerichteten Verlauf.

Die (schematische) Figur 742 erläutert im Speciellen 1) die Beziehung des Steinkanals zu dem Axensinus; 2) die Art der Einmündung des Steinkanals in die Madreporitenampulle, wobei das Cylinderepithel des ersteren sich direct in das Plattenepithel der letzteren fortsetzt; 3) die Ausmündung der Ampulle durch den Madreporitenkanal nach aussen.

Es scheint, dass bei mehreren Arten der Gattungen Amphiura, Ophiolepis, Ophioplocus, Ophionereis und Ophiocnida mehrere bis zahlreiche Porenöffnungen am Rande des betreffenden Mundschildes vorkommen. Sicher ist dies für viele Astrophytiden. Bei Trichaster

jedoch ist nur eine Porenöffnung vorhanden; sie wiederholt sich aber — und mit ihr der zugehörige Steinkanal — in jedem Interradius.

Auch bei der ungeschlechtlich durch Theilung sich fortpflanzenden Ophiactis virens kommen beim erwachsenen Thier mehrere (bis 5) Steinkanäle in verschiedenen Interradien vor. Bei jungen Individuen findet sich nur einer.

V. Crinoidea. Die Crinoiden haben im erwachsenen Zustand mindestens 5, gewöhnlich aber viel mehr, ja sehr zahlreiche Steinkanäle, welche alle in die Leibeshöhle münden. Die Communication der Aussenwelt mit der Leibeshöhle wird vermittelt durch wenigstens 5, gewöhnlich aber viel mehr, bis über 1000 bewimperte „Kelchporen“ der Kelchdecke. Jeder einzelne Kelchporus entspricht einem Madreporiten mit einfachem Porenkanal, und es sind nicht etwa sämmtliche Kelchporen eines Crinoidenindividuums den zahlreichen Poren einer Madreporenplatte zu vergleichen. Ursprünglich dürfte nämlich die Zahl der Kelchporen der Zahl der Steinkanäle entsprechen. Wenn aber beide Gebilde sehr zahlreich werden, so lässt sich eine solche Beziehung nicht mehr feststellen.

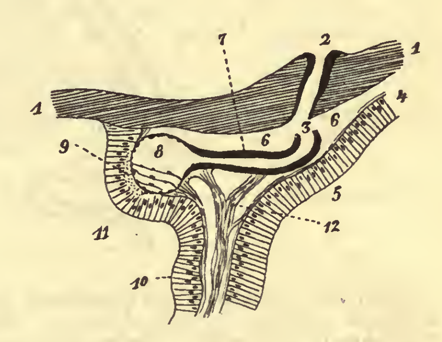


Fig. 743. Ein Steinkanal und Kelchporus von Rhizocrinus lofotensis, schematisch, nach LUDWIG. Interradialer Schnitt in der Nähe des Mundes. 1 Kelchdecke, 2 Kelchporus, 3 Mündung des Steinkanals in die Leibeshöhle, 4 Darmepithel, 5 Darmhöhle, 6 Cölom, 7 Steinkanal, 8 Ringkanal, 9 Ringnerv, 10 Schlundepithel, 11 Schlund, 12 Bindegewebe.

Nur 5 interradiale Steinkanäle und 5 interradiale Kelchporen besitzen Rhizocrinus lofotensis und Actinocrinus verneuilianus. Die Leibeshöhlenmündungen der Steinkanäle liegen direct unter den zugehörigen Kelchporen.

Ueber Zahl und Anordnung der Kelchporen vergl. den Abschnitt über die Kelchdecke der Crinoiden.

B. Der Ringkanal und seine Anhangsgebilde.

I. Holothurioidea. Der Ringkanal umgiebt den Schlund immer hinter dem (apicalwärts vom) Kalkring.

Bei allen Holothurien ohne Ausnahme trägt er als Anhangsgebilde POLI'sche Blasen.

Diese birn- oder schlauchförmigen Blindsäcke des Ringkanals, die frei nach hinten in die Leibeshöhle vorragen, zeigen eine sehr verschiedene Grösse. In extremen Fällen erreichen sie bis über die Hälfte der Körperlänge.

Was ihre Zahl anbetrifft, so ist die Einzahl die Regel.

Bei den Molpadiden und unter den Elasipoden bei den Psychropotiden und Deimatiden ist bis jetzt nie mehr als eine POLI'sche Blase

beobachtet worden, und bei den Elpidiidae ist die Einzahl die Regel. In den übrigen Abtheilungen bis zu den Synaptiden nimmt die Zahl der Arten, bei denen mehr als eine POLI'sche Blase vorkommt, zu. Bei den Arten mit mehreren Blasen existirt anfänglich nur eine. Die Zahl der accessorischen Blasen bei den damit ausgestatteten Formen ist eine sehr verschiedene; sie scheint von keiner oder doch nur von sehr geringer systematischer Bedeutung zu sein.

Wo nur eine POLI'sche Blase vorhanden ist, liegt sie im linken ventralen Interradius, sehr selten im linken dorsalen.

Wo zwei und mehr Blasen vorkommen, stehen sie ebenfalls vornehmlich mit dem ventralen Bezirk des Ringkanals in Verbindung.

Die Structur der Wandung der POLI'schen Blase stimmt im Wesentlichen mit derjenigen des Ringkanals überein. Indem amöboid werdende innere Epithelzellen ihrer Wandung sich loslösen, sollen sie zu Lymphzellen des Wassergefässsystems werden.

II. Echinoidea. Bei den Spatangoiden (die keinen Kauapparat besitzen) umgiebt der Ringkanal den Schlund dicht über dem Munde. Bei den übrigen Echinoideen aber ist er durch den sich zwischen ihn und den Mund einschiebenden Kauapparat in die Höhe gehoben und umgiebt den Schlund an der Stelle, wo er aus der Laterne austritt. Der Ringkanal sowohl als seine Anhangsgebilde liegen noch innerhalb der Laternenmembran, welche den ganzen Kauapparat umhüllt. Das Ringgefäss (der Lacunenring) schmiegt sich ihm dicht an.

Bei den Spatangoiden und einigen Clypeastriden (Echinocyamus pusillus) besitzt der Ringkanal keinerlei Anhangsgebilde. Bei den Stereosomata hingegen zeigt er in jedem Interradius eine kleine Ausstülpung, die sich verästelt und sich mit ähnlichen Anhängen des Ringgefässes zu einem schwammigen Körper verflicht, welcher als POLI'sche Blase bezeichnet und als Lymphdrüse betrachtet wird. Was bei den Stereosomata an localisirten, interradialen Stellen geschieht, tritt bei den Cidaroiden, gewissen Clypeastroiden (z. B. Peronella orbicularis) und den Streptosomata im ganzen Verlaufe des Ringkanals ein, so dass durch Verflechtung von Anhängen des Ringkanals und des Ringgefässes ein schwammiger Ring entsteht.

Eine Zwischenstufe findet sich bei Echinodiscus biforis (Clypeastroide), wo die interradialen schwammigen Körper sich am Ringkanal weiter ausbreiten, immerhin so, dass sie noch längere radial gelagerte Strecken freilassen, wo der Ringkanal sein einfaches Lumen beibehält.

III. Asteroidea. Der den Mund umkreisende und dabei den inneren Conturen des Mundskeletes folgende Ringkanal besitzt zwei Arten von Anhangsgebilden: TIEDEMANN'sche Körperchen und POLI-sche Blasen. Die einen wie die anderen sind interradial gelagert. Die TIEDEMANN'schen Körperchen scheinen bei allen Seesternen vorzukommen, während die POLI'schen Blasen in einigen Familien, z. B. den Asteriidae, Echinasteriidae und Linckiidae, fehlen.

Die TIEDEMANN'schen Körperchen (Fig. 744, $_7$) sind kleine Büschel dicht gedrängter und mit ihrer Bindegewebswand verschmolzener Röhrchen, die in den Ringkanal münden, innen mit einem Würfelepithel ausgekleidet sind und in ihrem Lumen Pakete von Zellen enthalten, die sich von der

Wand losgelöst haben. Diese Zellen, deren Protoplasma gefärbte Concretionen enthält, werden zu den amöboiden Lymphzellen, welche in der das Wassergefässsystem erfüllenden Flüssigkeit flottiren. Sie verleihen den TIEDEMANN'schen Körperchen ihre mehr oder weniger deutliche Färbung.

Gewöhnlich kommen in jedem Interradius zwei TIEDEMANN'sche Körperchen vor, doch macht nicht selten der Steinkanal-Interradius hiervon eine Ausnahme, indem (z. B. Asteriidae, Echinasteriidae, Linckiidae, Asterinidae, Culcitidae) in diesem Interradius nur eines vorhanden ist. Dieses liegt, der Ringkanal von innen betrachtet und wie in der Figur orientirt, auf der rechten Seite des Steinkanals.

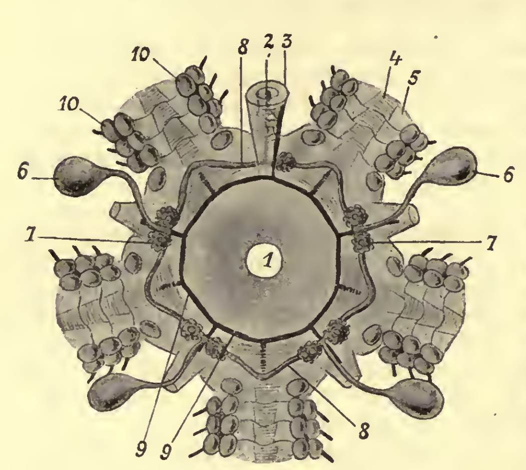


Fig. 744. Ringkanal, Poli'sche Blasen, Tiedemann'sche Körperchen und Ampullen des Wassergefässsystems von Asterina gibbosa, nach CUÉNOT. Von innen, d. h. von der Leibeshöhle gesehen. 1 Mund in der Mitte der Mundmembran, 2 Steinkanal, 3 Axensinus, 4 Quermuskeln der Ambulacralplatten, 5 Ambulacralplatten, 6 POLI'sche Blasen, 7 TIEDEMANN'sche Körperchen, 8 Ringkanal, 9 Blutgefässring?, 10 Ampullen.

Die POLI'schen Blasen (Fig. 744, 6) sind grosse, langgestielte Gebilde, welchen, wie den TIEDEMANN'schen Körperchen, die Rolle von Lymphdrüsen zugeschrieben wird. Bei den Asteriniden, Culcitiden, bei Luidia und mehreren Astropectenarten findet sich in jedem Interradius eine Blase. Diese fehlt nur im Steinkanalinterradius oder ist hier (Astropectenarten) in der Zweizahl vorhanden. Astropecten aurantiacus hat in jedem Interradius (auch demjenigen des Steinkanals) 2—4, gewöhnlich 3 POLI'sche Blasen. Die Wandung dieser Blasen besteht von aussen nach innen aus 1) dem bewimperten Endothelüberzug, 2) einer Bindegewebsschicht mit Zügen von Längsmuskelfasern, 3) einer Ringmuskelschicht und 4) dem inneren Epithel, dessen Zellen in Alveolen eines bindegewebigen Netzwerkes liegen.

IV. Ophiuridea. Der Ringkanal besitzt in jedem Interradius, abgesehen von demjenigen des Steinkanals, eine POLI'sche Blase, die als Lymphdrüse functionirt. Die Structur ihrer Wandung ist ähnlich derjenigen der Asteroiden, doch scheint die Längsmusculatur immer, die Ringmusculatur häufig zu fehlen. Die Fühlerkanäle der beiden ersten Füsschen (Mundfüsschen) entspringen direct aus dem Ringkanal, gewöhnlich mit einem gemeinsamen Wurzelkanal, der sich dann gablig theilt, bisweilen aber auch gesondert.

Eine Ausnahmestellung nimmt unter den Ophiuren Ophiactis virens (Fig. 745) ein, welche sich durch das Vermögen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung auszeichnet. Diese Form hat nicht nur, wie schon früher hervorgehoben, mehrere Steinkanäle, sondern auch in jedem

Interradius 2—3 POLI'sche Blasen und ausserdem (ein ganz allein dastehendes Verhalten) in jedem Interradius 6—15 lange, dünne, hohle, blind endigende Anhangsgefässe, welche den Darm umspannen und bei reifen Thieren zwischen die Geschlechtsorgane eindringen. Die Wand dieser mit dem Ringkanal communicirenden, mit Blut- und Lymphkörperchen erfüllten Gefässe besteht von aussen nach innen aus 1) dem Endothel der Leibeshöhle, 2) einer dünnen, bindegewebigen Schicht, 3) dem inneren Epithel. Diese ganz besondere Entfaltung des Wassergefässsystems bei Ophiactis virens wird in Beziehung gesetzt zu dem innerhalb der Ophiuren allein dastehenden Fehlen der im Dienste der Respiration stehenden Bursae. Es soll dadurch in supplementärer Weise für das Athmungsbedürfniss gesorgt sein.

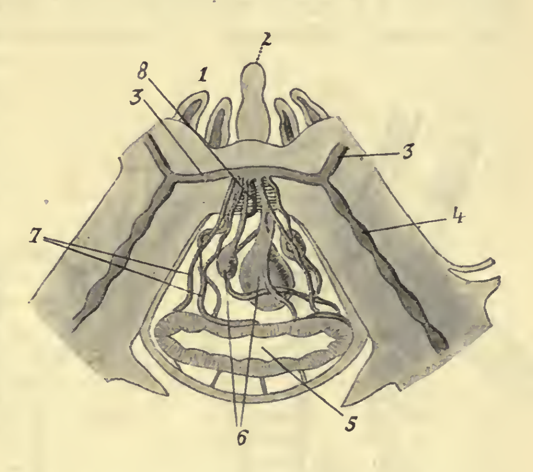


Fig. 745. Ein Stück der Scheibe von Ophiactis virens im Horizontalschnitt, etwas schematisch, nach CUÉNOT. 1 Mundtentakel, 2 Zahn, 3 Ringkanal, 4 Radialkanal, 5 Abschnitt des Magensackes, 6 POLI'sche Blasen, 7 Anhangsgefässe des Ringkanals, 8 Steinkanal.

V. Crinoidea. Der den Mund umkreisende Ringkanal besitzt, abgesehen von den Steinkanälen, keinerlei Anhangsgebilde. Er ist mit Längsmuskelfasern ausgestattet, welche mit den Epithelzellen in Verbindung stehen (Epithelmuskelzellen). Es kommen ferner, wie in den Radialkanälen, das Lumen des Ringkanals quer durchsetzende Muskelzellen vor. Zu den 5 Gruppen den Mund umstellender Tentakel giebt der Ringkanal direct Fühlerkanäle ab.

C. Die Radialkanäle, die Fühler- und Füsschenkanäle, die Fühler- und Füsschenampullen.

I. Holothurien. Die Holothurien zerfallen in zwei sehr scharf gesonderte Gruppen, indem sich die Synaptiden allen anderen Abtheilungen gegenüberstellen dadurch, dass ihnen im erwachsenen Zustande mit den Füsschen, Füsschenkanälen und Ampullen auch eine jegliche Spur von Radialgefässen fehlt. Die Synaptiden (Paractinopoda) besitzen nur Mundfühler und Fühlerkanäle, welche letzteren direct aus dem Ringkanal entspringen.

Für alle übrigen Holothuriden (Actinopoda) gilt Folgendes. Es existiren fünf (und nie mehr) Radialkanäle. Die Fühlerkanäle entspringen nie direct aus dem Ringkanal, sondern aus den Radialkanälen. Die Fühler sind als die ersten, modificirten Füsschen und die Fühlerkanäle als die ersten Füsschenkanäle zu betrachten.

Die Füsschen- und Fühlerkanäle stehen gewöhnlich mit Ampullen in Verbindung.

Actinopoda (Fig. 746). Die Radialkanäle verlaufen vom Ringkanal an am Schlunde nach vorn (oralwärts), streichen an der axialen Seite des Kalkrings (zwischen ihm und dem Schlunde) vorbei, treten dann, zusammen mit den Radialnerven, an deren Innenseite sie verlaufen, durch die für sie bestimmten Einschnitte oder Löcher der Kalkringe hindurch und verlaufen dann in der Leibeswand, ausserhalb der Ringmusculatur, nach hinten (aboralwärts), um in der Nähe des Afters blind zu enden.

In einigen (jedenfalls sehr seltenen) Fällen, wo bei einer scharfen Scheidung von Bauch und Rücken die Ambulacralanhänge des Rückens (des Biviums) vollständig in Wegfall gekommen sind, sollen auch die

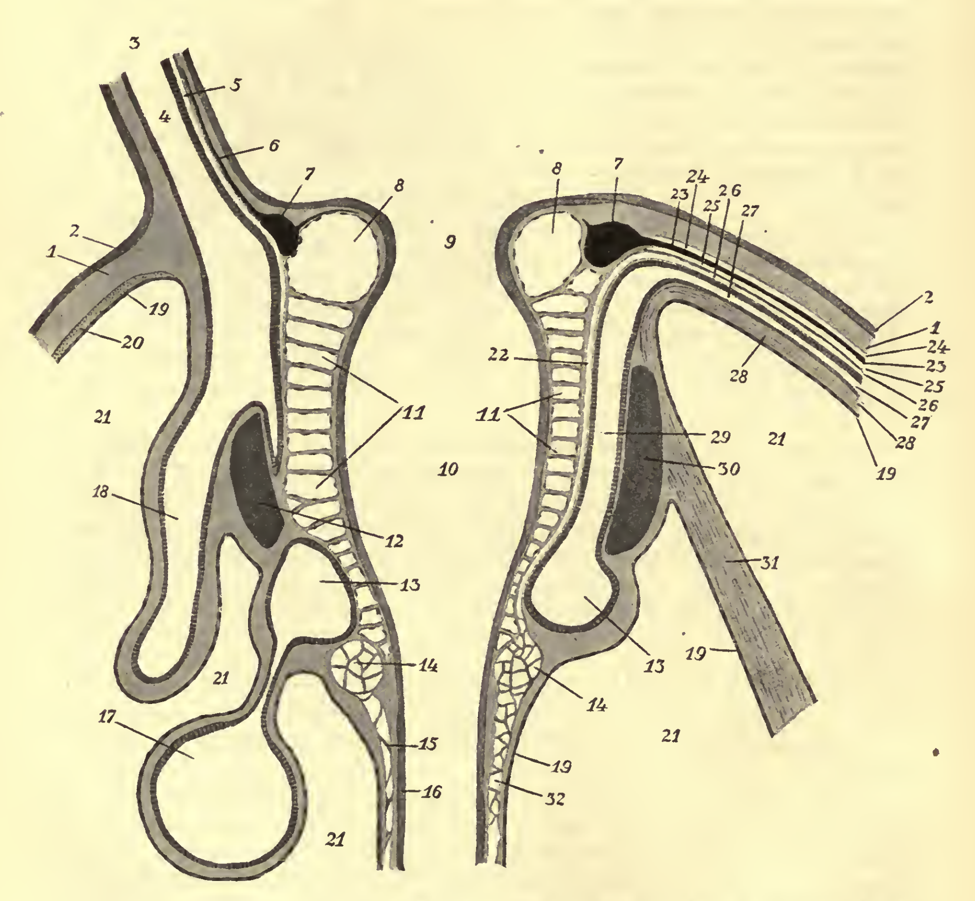


Fig. 746. **Schnitt durch die Mundgegend einer actinopoden Holothurie in der Richtung der Hauptaxe (Längsaxe).** Die Schnittebene ist rechts radial, links annähernd interradial. 1 Cutis, 2 Körperepithel, 3 Mundtentakel, abgeschnitten, 4 Mundtentakelkanal des Wassergefässsystems, 5 Blutgefäss des Mundtentakels, 6 Tentakelnerv, 7 Ringnerv, 8 oraler Bezirk des cölomatischen Periösophagealsinus, 9 Mund, 10 Oesophagus, 11 Periösophagealsinus, 12 interradiales Stück des Kalkringes, 13 Wassergefässring, 14 Blutgefässring, 15 ventrales Darmgefäss, 16 Darmepithel, 17 Poli'sche Blase, 18 Ampulle des Mundtentakels, 19 Endothel der Leibeshöhle, 20 Ringmusculatur der Körperwand, 21 Leibeshöhle, 22 radiäres Blutgefäss, 23 radiärer Nervenstamm des oberflächlichen Systems, 24 radiärer Epineuralkanal, 25 radiärer Perihämalkanal, 26 radiäres Blutgefäss, 27 Radialkanal des Wassergefässsystems, 28 Längsmuskeln, 29 Anfangsstücke der Radialkanäle des Wassergefässsystems, 30 radiales Stück des Kalkringes, 31 Rückziehmuskel, 32 dorsales Darmgefäss.

entsprechenden dorsalen Radialkanäle fehlen. Und bei vereinzelten Formen soll dazu auch noch der mittlere Radialkanal der Bauchseite (des Triviums) fehlen.

Die Abzweigungsstellen der Fühlerkanäle liegen in der Höhe des Kalkringes. Die Zahl derselben entspricht der Zahl der Fühler, in die sie eintreten. Sehr häufig stehen die Fühlerkanäle am vorderen Rande des Kalkringes mit Fühlerampullen (Fig. 746, $_{18}$) in Verbindung. Es sind dies schlauchförmige Ausstülpungen von sehr verschiedener Grösse, die an der Aussenseite des Kalkringes sich nach hinten erstrecken und zum grossen Theile frei in die Leibeshöhle vorragen. Wo solche Ampullen vorkommen, sind immer ohne Ausnahme alle Fühlerkanäle damit ausgestattet. Sie fehlen gänzlich in den Familien der Elasipoden und Dendrochiroten. Ihr Vorkommen ist dagegen die Regel bei den Synaptiden, Molpadiden und Aspidochiroten. Bei Pelagothuria (vergl. p. 873) entspringt aus jedem Fühlerkanal ein Scheibenast. Diese Scheibenäste verlaufen in radiärer Richtung in die eigenthümliche Schwimmscheibe und durchziehen auch ihre Fortsätze bis an die Spitze. Sie sind offenbar als modificirte Fühlerampullen aufzufassen.

Die Füsschenkanäle gehen alternirend von den Radialkanälen ab. Gewöhnlich gehört zu jedem Füsschen ein gesondert aus dem Radialkanal entspringender Füsschenkanal; doch kommt es auch vor (Holothuria tubulosa), dass ein Füsschenkanal, indem er sich verästelt, mehrere (4—6) Füsschen bedient. Bei Molpadiden und bei der erwähnten Holothurie werden in der Haut blind endigende Füsschenkanäle angegeben, denen also keine Füsschen entsprechen. Mit Ausnahme der füsschenlosen Molpadiden und der Psychropotiden stehen die Füsschenkanäle mit eiförmigen, oft auch ziemlich langgestreckten, bisweilen verästelten Ampullen in Verbindung, die entweder als verdeckte Ampullen ausserhalb der Ringmusculatur der Leibeswand liegen oder als freie Ampullen sich zwischen der Quermusculatur hindurch in die Leibeshöhle vordrängen.

An der Stelle, wo die Ampulle in den Füsschenkanal einmündet, aber in dem vom Radialgefäss kommenden Theil des letzteren, findet sich eine Klappe, ähnlich derjenigen der Seesterne, die weiter unten beschrieben wird. Sie ist so beschaffen und angeordnet, dass die Flüssigkeit weder aus dem Füsschen noch aus der Ampulle in das Radialgefäss zurückströmen kann. Die Klappen fehlen auch an den Fühlerkanälen nicht.

Die Wand der Ampullen zeigt eine ähnliche Sructur wie die der Poli'schen Blasen. Die Radialkanäle und die von ihnen abgehenden Kanäle sind vornehmlich dadurch ausgezeichnet, dass die Längsmusculatur nur in dem nach aussen gerichteten Theil ihrer Wandung entwickelt ist.

Paractinopoda. Die Fühlerkanäle entspringen direct aus dem Steinkanal und zwar fast immer in so grosser Zahl, als Fühler vorhanden sind. In der Höhe des Kalkringes findet sich in jedem Fühlerkanal eine Semilunarklappe, eine musculöse halbmondförmige Membran, die von der Wand mit der concaven Seite nach vorn (oralwärts) vorragt. Sie ist geeignet, ein Zurückströmen der Wassergefässflüssigkeit aus den Fühlern in den Steinkanal zu verhindern.

Die Wand der Fühlerkanäle besteht von aussen nach innen aus 1) dem Endothel der Leibeshöhle, 2) einer Längsmuskelschicht, 3) einer Bindegewebsschicht, 4) einer Ringmuskelschicht, 5) einem inneren Epithel.

II. Echinoidea (Fig. 739, p. 1010). Bei den Spatangoiden, wo ein Kauapparat fehlt, finden sich die Radialkanäle sofort nach ihrem Austritt aus dem den Mund umkreisenden Ringkanal in ihren respectiven Radien und geben von Anfang an nach rechts und links die Füsschenäste ab. Bei den übrigen Echinoideen aber haben sie von dem den Schlund über der Laterne umgebenden Ringkanal zum Peristom herunterzusteigen. Dabei verlaufen sie nach ihrem Ursprung aus dem Ringkanal zunächst unter den Zwischenkieferstücken über der Zwischenkiefermusculatur. An der Peripherie der Laterne treten sie hervor und steigen dann an ihrer Aussenseite, ausserhalb der Zwischenkiefermusculatur herunter zum Peristom. Hier angelangt, geben sie zunächst einen im Mundfeld gegen den Mund verlaufenden Ast ab und schlüpfen dann durch die Aurikel hindurch, um in ihren Radien an der Innenseite der Schale (in der Mittellinie der beiden Plattenreihen eines Ambulacrums) apicalwärts emporzusteigen und schliesslich im Porus der Radialplatten des Apicalsystems blind zu endigen.

Indem die Radialkanäle an der Innenseite der Schale emporsteigen, geben sie alternirende seitliche Zweige ab, von denen ein jeder in eine Ampulle eintritt (vergl. Fig. 734, p. 1001). Die in die Leibeshöhle vorragende Ampulle selbst steht durch einen Kanal oder durch zwei Kanäle mit dem Hohlraum des an der Aussenseite der Schale frei vorragenden Füsschens oder Tentakels in Communication. Entsprechend diesem einfachen oder doppelten Füsschenkanal ist die ambulacrale Schalenplatte an der betreffenden Stelle von einem einfachen oder von einem Doppelporus durchbohrt. (Vergl. den Abschnitt über das Skeletsystem.)

Bei sämmtlichen Echinoideen sind die Füsschen bei ganz jungen Thieren alle unter sich gleich, und ein jedes steht mit seiner Ampulle durch einen einfachen Schalenporus in Verbindung. Dieses Verhalten darf als ursprünglich gelten. Einporige Füsschen finden sich im erwachsenen Zustande bei einigen Spatangoiden: bei den Pourtalesiidae, bei den Ananchytidengattungen Urechinus, Cystechinus, Calymme, bei der Spatangoidengattung Palaeotropus und der Cassidulidengattung Neolampas.

Sonst aber kommen bei allen Echinoideen zweiporige Füsschen oder Tentakel vor. Die regulären Seeigel (Cidaroida, Diadematoida) besitzen nur solche; bei den Clypeastroiden und Spatangoiden hingegen sind nur die Poren der Petalodien Doppelporen; diejenigen der übrigen Bezirke der Ambulacren dagegen einfach.

Die Ampullen sind zarte Gebilde von verschiedener Gestalt. Wo sie, wie die Tentakel, zu denen sie gehören, in grösserer Entfernung stehen, sind sie birnförmig oder kugelig; wo sie aber mit den Füsschen dicht gedrängt in den Ambulacralmeridianen sich aneinander reihen, wie bei den regulären Seeigeln und in den Petalodien der irregulären, da erscheinen sie in horizontaler Richtung verlängert und in senkrechter (dorsoventraler) Richtung abgeplattet. Die Wandung der Ampullen besteht von aussen nach innen aus 1) einem wimpernden Endothel, 2) einer Bindegewebsschicht, hier und da mit eingelagerten Kalkkörperchen, 3) einer Ringmuskelschicht, 4) einem inneren Flimmerepithel. Das Lumen ist von Wand zu Wand durchsetzt von (wahrscheinlich musculösen) Fasern. Bei mehreren Seeigeln wurden an der Stelle, wo die Seitenkanäle der Radialkanäle in die Ampullen einmünden, Klappenvorrichtungen beobachtet.

Die in der Mundhaut verlaufenden Zweige der Radialkanäle bedienen die in diesem Bezirke befindlichen Füsschen oder Tentakel.

III. Asteroidea. Die Radialkanäle verlaufen im Grunde der Ambulacralfurchen der Arme, ausserhalb der Ambulacralplatten, bis an die Spitzen der Arme, wo sie im terminalen, augentragenden Tentakel blind endigen. Sie zeigen in ihrem Verlaufe nicht selten aufeinander folgende Erweiterungen und Verengerungen, die der Gliederung des Armes entsprechen, aber nie sehr deutlich ausgeprägt sind. Jeder Radialkanal giebt in regelmässigen, den Skeletsegmenten der Arme entsprechenden Abständen rechts und links einander gegenüber liegende Füsschenkanäle zu den Füsschen ab. Da, wo ein solcher Füsschenkanal in das Füsschen eintritt, zweigt sich von ihm ein zweiter Kanal, der Ampullenkanal, ab, welcher zwischen zwei aufeinander folgenden Ambulacralstücken in die Höhe steigt, um sich oberhalb dieser letzteren zu einer frei in die Leibeshöhle vorragenden Ampulle zu erweitern (Fig. 735, p. 1002).

Diese Ampulle ist einfach bei allen jungen Seesternen und vielen erwachsenen (Linckiidae, Echinasteridae, Asteriidae, Luidia). Bei anderen Seesternen kommen beim erwachsenen Thiere auf jedes Füsschen zwei gesonderte Ampullen (Astropectinidae excl. Luidia, Asterinidae, Pentacerotidae, z. B. Culcita).

An der Stelle, wo die Füsschenkanäle in den Radialkanal einmünden, findet sich eine Klappenvorrichtung. Eine musculöse Membran von der Gestalt eines abgestutzten Hohlkegels, mit der Basis rings der Wand des Kanals aufsitzend, ragt in das Lumen vor, in der Richtung gegen das Füsschen. Diese Klappe verhindert einen Rücktritt der von der Ampulle ausgepressten Flüssigkeit in den Radialkanal, sei es, dass die Klappe ihre Oeffnung durch eigene Muskelleistung schliesst, sei es dass bei Andrang von Wasser vom Füsschen resp. der Ampulle her die das Ventil umgebende Tasche aufgebläht wird, was ebenfalls einen Verschluss der Klappe zur Folge haben würde.

IV. Ophiuroidea. In erster Linie muss hier hervorgehoben werden, dass bei den Ophiuriden keine Füsschenampullen entwickelt sind.

Die radiären Wassergefässstämme verlaufen in den Armen zwischen den Bauchschildern und den Wirbeln. Sie endigen an der Spitze der Arme in einem kleinen terminalen Tentakel. In ihrem Verlauf zeigen sie regelmässig aufeinander folgende deutliche Erweiterungen, entsprechend der regelmässigen Gliederung der Arme. Zwischen je zwei aufeinander folgenden Erweiterungen ist der Radialkanal mit einer einzigen Schicht bandförmiger Ringmuskelfasern ausgestattet. Von jeder Erweiterung geht rechts und links ein enger Füsschenkanal ab, welcher entweder in geradem Verlauf in seinen Tentakel eintritt oder vorher in der Kalkmasse des Wirbels eine apicalwärts aufsteigende V-förmige Schlinge bildet. Wo der Tentakelkanal in den Tentakel eintritt, erweitert sich sein Lumen sehr stark, und an dieser Stelle findet sich eine Klappe (ähnlich der bei den Asteroideen beschriebenen), welche ein Zurückströmen der Wassergefässflüssigkeit aus dem Füsschen in den Radialkanal verhindert.

Die Füsschen- oder Tentakelkanäle des ersten und zweiten Paares (der sogenannten Mundtentakel) kommen direct vom Ringkanal.

V. Crinoidea. Fühlerampullen fehlen. Die Radialkanäle liegen dicht unter den Nahrungsfurchen der Scheibe, der Arme und der Pinnulae, denen sie in ihrem Verlaufe genau folgen, so dass sie sich ebenso oft verästeln wie die Arme mit ihren Nahrungsfurchen. Sie nehmen einen mehr oder weniger ausgesprochenen Zickzackverlauf und geben dabei an den Ecken (also alternirend) seitliche Tentakelkanäle ab. Ein jeder dieser letzteren tritt zu einer Gruppe von je 3 Tentakelchen, die sich am Rande der Nahrungsfurche erhebt, und theilt sich hier in 3 Kanäle, die in die 3 Tentakeln eintreten und ihren Hohlraum bilden.

Tentakelkanäle fehlen in jenen Fällen, wo die Nahrungsfurchen fehlen, was bei Actinometra für einen grossen Theil der Arme und bei einigen Antedonarten für gewisse proximale Pinnulae der Arme gilt.

Im Gegensatz zu allen übrigen Echinodermen ist nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren das innere Epithel des Wassergefässsystems der Crinoiden nicht bewimpert. In der Wand der Kanäle verläuft an ihrer der Nahrungsfurche zugekehrten Seite ein Band von Längsmuskelfasern. Ihr Lumen ist an gewissen Stellen (an den Abgangsstellen der Tentakelkanäle oder in ihrem Anfangstheil) von Muskelfasern durchsetzt. Vielleicht spielen die betreffenden Stellen die Rolle der bei den übrigen Echinodermen vorhandenen Klappen.

D. Die Ambulacralanhänge.

(Füsschen, Tentakel, Fühler, Pedicellen, Ambulacralpapillen etc.)

I. Holothurioidea. Folgende Thatsachen verdienen in erster Linie hervorgehoben zu werden:

1) Bei allen Holothurioideen ist eine geringere oder grössere Anzahl von, dem Munde zunächst gelegenen, Ambulacralanhängen (10—30) als Fühler ausgebildet.

2) Die Synaptiden und Molpadiden besitzen ausser den Fühlern keine anderen Ambulacralanhänge.

3) Bei allen übrigen Holothurioidea kommen ausser den Fühlern noch Füsschen (und Papillen) in verschiedener, oft sehr grosser, Zahl, Ausbildung und Anordnung vor.

4) Diese Füsschen (und Papillen) finden sich entweder nur auf den Radien und sind dann in jedem Radius in einer oder in zwei bis mehr Längsreihen angeordnet, oder sie breiten sich in meist zerstreuter Weise auch auf einige oder alle Interradien aus. Eine grössere systematische Bedeutung kommt der Anordnung der Füsschen nicht zu, da sogar innerhalb einer Gattung (z. B. Cucumaria) alle Uebergänge von einer streng radialen zu einer völlig zerstreuten Anordnung der Füsschen beobachtet werden können.

5) Wo Bauch und Rücken deutlich sich unterscheiden lassen, sind die Ambulacralanhänge auf dem Bauche (im Trivium) im Allgemeinen als locomotorische Saugfüsschen mit Saugscheibe und mit diese stützender Gitterplatte ausgebildet, während sie auf dem Rücken als conische, nicht locomotorische Papillen auftreten, die an ihrem verjüngten Ende entweder keine oder nur eine rudimentäre Gitterplatte besitzen.

Eine scharfe Sonderung zwischen Saugfüsschen und Papillen lässt sich jedoch weder mit Rücksicht auf ihre Vertheilung noch mit Rücksicht auf ihre Form und ihren Bau durchführen.

Was die Zahl der Fühler anbetrifft, so werden in den einzelnen Familien folgende Zahlen bevorzugt: 20 bei den Aspidochiroten, 20 in der Subfamilie Deimatidae der Elasipoden, 15 bei den Molpadiden, 13—16 bei den Pelagothuriden, 12 bei den Synaptiden und 10 bei den Dendrochiroten und der Elasipodensubfamilie der Elpidiidae.

Was die Form anbetrifft, so unterscheidet man gefiederte Fühler (Molpadidae, Synaptidae, Fig. 610, pag. 875), baumförmige Fühler (Dendrochirotae, Fig. 607, pag. 874) und schildförmige Fühler (Aspidochirotae, Elasipoda). Bei den letzteren trägt ein Stiel eine Scheibe oder einen Schild, der am Rande mehr oder weniger tief eingeschnitten sein kann.

Bezüglich der Grösse der Fühler mag ein Hinweis auf die in der systematischen Uebersicht gegebenen Abbildungen genügen.

Interessant sind bestimmte Beziehungen zwischen Anordnung und Grösse der Fühler einerseits und der Symmetrie des übrigen Körpers anderseits. Bei den Dendrochiroten (vergl. Fig. 607) sind von den 10 Tentakeln die zwei ventralen [1]) fast immer durch ganz bedeutend geringere Grösse ausgezeichnet.

Bei zahlreichen Myriotrochus-, Synapta- und Chiridota-arten mit 12 Fühlern sind dieselben in symmetrischer Weise so vertheilt, dass in den beiden dorsalen Interradien je drei, in den drei ventralen je zwei vorkommen.

Die Fühler können geschwellt und vorgestreckt, sie können auch mitsammt dem umgebenden Vorderkörper ganz in die Leibeshöhle zurückgezogen, jedoch nicht wie Schneckenfühler nach innen umgekrempelt werden.

II. Echinoidea. Ambulacralfüsschen sind bei allen Seeigeln ohne Ausnahme entwickelt. Bei allen sind sie in der frühen Jugend unter sich gleichartig, und so treffen wir sie in den beiden Familien der Echiniden und Pourtalesien noch beim erwachsenen Thier, bei den ersteren als Saugfüsschen mit Endscheibe, bei den letzteren als am Ende abgerundete Füsschen. Bei den meisten Echinoideen hingegen kommt es zu einem mehr oder weniger weitgehenden Polymorphismus und einer Arbeitstheilung zwischen den Ambulacralanhängen eines und desselben Individuums.

Nicht sehr auffällig ist der Polymorphismus bei den regulären Seeigeln, z. B. den Cidaroiden, Echinothuriden, Diadematiden, Arbaciiden, Echinometriden etc. Die Ambulacralanhänge treten hier meistens in drei verschiedenen Formen auf, 1) als locomotorische Saugfüsschen mit End- oder Saugscheibe, 2) als Tast- oder Kiemententakel ohne Saugscheibe am Ende und 3) als Mund- oder Sinnesfüsschen mit zweilappiger Endscheibe.

Alle diese Füsschen stehen durch Doppelporen mit ihrer an der Innenseite der Schale liegenden Ampulle in Verbindung. Sie mögen alle, unbeschadet ihrer Hauptfunction, respiratorisch thätig sein, indem das Vorhandensein eines Doppelporus eine Circulation der Ambulacralflüssig-

1) In der Figurenerklärung heisst es irrthümlich „dorsalen“.

keit zwischen innerer Ampulle und äusserem Ambulacralfüsschen ermöglicht, wobei die Flüssigkeit im Füsschen Sauerstoff aufnimmt, in die Ampulle zurücktritt und diesen Sauerstoff durch die Ampullenwand hindurch an die Leibeshöhlenflüssigkeit abgiebt.

Die locomotorischen Saugfüsschen finden sich auf der oralen Hemisphäre des Körpers, können aber gelegentlich auch noch auf der apicalen vorkommen.

Die Tast- oder Kiemententakel sind auf die apicale Hemisphäre beschränkt. Zu respiratorischen Zwecken sind sie besonders dann geeignet, wenn ihre Ampullen gross, ihre Wandung zart und dünn ist und der Kalkkörperchen entbehrt.

Die Mundfüsschen umstellen (immer in der Zehnzahl?) den Mund und führen, besonders zu Zeiten der Nahrungsaufnahme, lebhafte, schwingende oder schlagende Bewegungen aus, ohne aber dabei die Speise zu berühren. Man hat sie als die Geruchs- oder Geschmacksorgane gedeutet. Den Cidaroiden und Echinothuriden scheinen sie zu fehlen; dagegen kommen sie bei den Echiniden vor, die sonst nur einerlei Füsschen, nämlich Saugfüsschen, besitzen.

Der Polymorphismus der Ambulacralanhänge wird bei den Clypeastroiden und Spatangoiden bedeutend auffälliger. Zunächst müssen wir hervorheben, dass die Ambulacralanhänge in jenen apicalen Bezirken der Ambulacren, die man als Petalodien (vergl. pag. 933, 934) bezeichnet, als Ambulacralkiemen in den Dienst der Respiration treten. Zu dieser Leistung erscheinen sie besonders befähigt durch die Zartheit ihrer Wandung, das Fehlen von Kalkkörperchen, durch die Oberflächenvergrösserung, welche durch die verästelte Gestalt bedingt wird, durch den Besitz von Doppelporen (während die Ambulacralanhänge auf dem übrigen Körper einfache Poren besitzen) und die Grösse ihrer Ampullen.

Bei den Clypeastroiden sind, abgesehen von den Ambulacralkiemen der Petalodien, noch drei verschiedene Arten von Ambulacralanhängen beobachtet worden: 1) die gewöhnlichen auf der Schale zerstreuten schlanken Füsschen mit abgerundetem Endknopf; 2) sitzende Knöpfe mit hohem Sinnesepithel (Sinnestentakel); 3 kurze, dicke Füsschen mit abgestutztem Ende; diese kommen zwischen den gewöhnlichen Füsschen auf der Oralseite vor und haben vielleicht locomotorische Bedeutung.

Unter den Spatangoiden ist der Polymorphismus der Ambulacralanhänge nur bei den Echinoneiden wenig ausgeprägt. In den übbrigen Abtheilungen nimmt er zu, um in den Familien der Spatangiden und Apetalen den Höhepunkt zu erreichen.

Die Ambulacralkiemen der 4 paarigen Petalodien sind schon besprochen worden. Charakteristisch sind zunächst die Ambulacralpinsel, die bei den Spatangoiden im näheren oder weiteren Umkreis des Mundes und des Afters, bei den Cassiduloiden auf den Phyllodien (vergl. S. 936) vorkommen. Die Endplatte oder Endscheibe eines gewöhnlichen Saugfüsschens (Fig. 747) erscheint hier ausserordentlich verbreitert und trägt eine gewöhnlich grosse Anzahl von keulen- oder kegelförmigen, nicht hohlen Anhängen, von denen ein jeder durch einen Kalkstab gestützt wird. Diese Ambulacralpinsel oder -bürsten sollen, indem sie den Sand durchwühlen, bei der Nahrungsaufnahme eine Hauptrolle spielen. Auf den übrigen Theilen der Ambulacren kommen schlanke

Tentakel ohne Haftscheibe vor, denen man Tastfunctionen zuschreibt. Unser besonderes Interesse aber erwecken die jedenfalls noch in höherem Maasse im Dienste des Tastens stehenden Ambulacralanhänge des vorderen unpaaren Ambulacrums. Diese sind abweichend gestaltet, zeichnen sich bei allen jungen Spatangoiden und manchen erwachsenen durch ihre auffallende Grösse aus und lassen den bilateralsymmetrischen Bau des Gesammtkörpers noch deutlicher hervortreten. Sie besitzen bei Spatangus u. a. Gattungen am Ende eine flache Scheibe, deren Rand sich zu geknöpften, nicht hohlen, kurzen Fortsätzen auszieht, die von Kalkstäben gestützt werden. Die ganze Endscheibe erhält dadurch das Aussehen einer zierlichen Rosette.

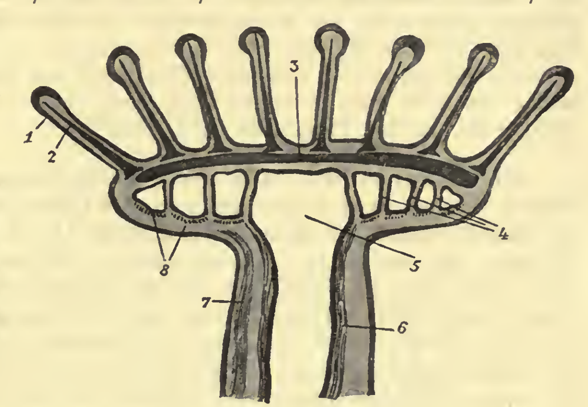


Fig. 747. Längsschnitt durch einen Ambulacralpinsel eines Spatangoiden, nach LOVÈN und HAMANN. 1 Körperepithel, 2 Stützstäbchen, 3 Stützplatte der Endscheibe, 4 Scheidewände, 5 Kanal des Wassergefässsystems, 6 Längsmuskeln, 7 Nerv, 8 Ringmuskelfasern.

Wahrhaft riesige Dimensionen (verglichen mit den gewöhnlichen Saugfüsschen) nehmen die Ambulacralanhänge bei den Gattungen Aceste und Aërope in dem eingesunkenen, innerhalb der peripetalen Fasciole gelegenen, vorderen Ambulacrum an. Sie sind nur in geringer Zahl vorhanden, füllen aber im contrahirten Zustande die Vertiefung, auf deren Grund sie sich erheben, fast vollkommen aus. An ihrem Ende sind sie mit einer grossen Scheibe ausgestattet.

Was den feineren Bau der Ambulacralanhänge der Echinoideen anbetrifft, so besteht ihre Wandung aus den typischen Schichten. Bei den locomotorischen Saugfüsschen der regulären Seeigel ist die innere Schicht der Bindegewebslage als elastische Membran mit Ringfasern besonders differenzirt. Kalkkörper fehlen nur in den respiratorischen Tentakeln der apicalen Körperoberfläche. Sonst findet man sie in grösserer Anzahl im Stiel und als zierliche, kreisrunde, meist aus mehreren Stücken zusammengesetzte Endplatte in den Endscheiben der Füsschen. Mit Ausnahme der Endscheibe sind die Tentakel an ihrer ganzen Oberfläche bewimpert. In jedes Füsschen tritt ein Nerv ein, verläuft in epithelialer Lage bis gegen die Spitze und bildet hier ein seitliches Ganglion, das schon oberflächlich als Wulst zu erkennen ist. Von diesem Ganglion aus wird der Endapparat des Füsschens innervirt. Bei den Füsschen mit Endscheibe ist das Epithel am Rande der Scheibe als hohes Sinnesepithel differenzirt, und in seiner Tiefe verläuft ein basaler Ringnerv, dessen Verbindung mit dem seitlichen Ganglion durch zwei Nerven hergestellt wird. Wo die Tentakel geknöpft sind (Tasttentakel und sitzende Knöpfe der Clypeastroiden) oder auf ihrer Endscheibe geknöpfte Fortsätze tragen (Ambulacralpinsel, Rosettenfüsschen des vorderen unpaaren Ambulacrums der Spatangoiden), kommen die Knöpfe dadurch zu Stande, dass das Epithel an der betreffenden Stelle als Sinnesepithel stark

verdickt ist. An den Ambulacralkiemen von Clypeastriden (Echinocyamus, Echinodiscus) verdickt sich das Epithel stellenweise zu Sinnespapillen. Die Sinnesepithelien scheinen überall starre Sinnesborsten oder Sinneshaare zu tragen.

Das Lumen der Füsschen wird in seinem mittleren und basalen Theile nicht selten von Muskelfasern quer durchsetzt. Bisweilen erscheint es doppelt, indem eine aus queren Bändern bestehende Scheidewand die Sonderung eine Strecke weit in das Füsschen fortsetzt, die in der Schale durch die Duplicität des Porus bedingt wird. Der Hohlraum der grossen Endscheibe der Pinseltentakel der Spatangoiden ist von concentrischen, vielfach durchbrochenen Scheidewänden durchzogen. Auch die Ambulacralkiemen und ihre Ampullen sind von Bändern durchsetzt, die radiär um eine Axe so angeordnet sind, dass die Inhaltsflüssigkeit genöthigt ist, an der Peripherie zu circuliren.

III. Asteroidea. Die Ambulacralanhänge sind immer als Füsschen entwickelt und stehen in 2 oder 4 Längsreihen in den vom Munde bis an die Spitze der Arme verlaufenden Ambulacralfurchen. Dass die Füsschen da, wo sie in 4 Längsreihen zu stehen scheinen, in Wirklichkeit auch nur in 2 solchen Reihen angeordnet sind, wurde schon früher (pag. 940) hervorgehoben. In der Jugend haben diese Formen nur zwei Reihen. Bei den jungen Seesternen sind alle Füsschen gleich, und zwar endigen sie alle kegelförmig mit abgerundeter Spitze. Das ist auch noch bei vielen erwachsenen Asteroiden (Astropecten, Luidia etc.) der Fall, während bei sehr zahlreichen anderen Gattungen (z. B. Asterias, Solaster) eine freilich nicht weitgehende Verschiedenheit in der Gestalt der Füsschen auftritt. Es behalten nämlich die Füsschen nur am Ende der Arme die eben erwähnte Gestalt, während alle anderen Füsschen eine wohlentwickelte Saugscheibe zur Ausbildung bringen. Die ersteren spielen dann vorwiegend die Rolle von Tasttentakeln.

Die Tentakelwand weist die typischen Schichten auf. Bei den Tastfüsschen ist das Epithel am kegelförmigen Ende sehr stark verdickt und enthält sehr zahlreiche Sinneszellen. In der Tiefe des Epithels ist eine Schicht von Nervenfasern entwickelt, welche von der Basis des Füsschens bis an die Spitze laufen. Die Schicht ist in der Tiefe des terminalen Sinnesepithels besonders kräftig entwickelt. Ein ähnliches hohes Sinnesepithel, bestehend aus Sinnes-, Stütz- und Drüsenzellen, bedeckt die in der Mitte vertiefte Saugscheibe der Saugfüsschen, an deren Rande das in der Tiefe des Epithels liegende Nervengewebe sich zu einem Nervenring verdickt.

Von der Mitte der Saugscheibe strahlen radiäre Muskelfasern gegen die Peripherie aus und heften sich im Umkreise des unter der Saugscheibe endigenden Ambulacralkanals an. Sie sind es, welche bei ihrer Contraction die Adhäsion der Saugscheibe bewirken. Sie sind vollständig gesondert von den Längsmuskelfasern des Saugfüsschens, und dies erklärt die Thatsache, dass man ein angeheftetes Füsschen durchschneiden kann, ohne dass es sich loslöst.

Ganz ähnlich sind übrigens die Verhältnisse auch in der Saugscheibe der Füsschen der Echinoideen.

IV. Ophiuridea (Fig. 748). Bei den Ophiuriden haben die Ambulacralanhänge keine locomotorische Bedeutung, sie sind tentakelförmig

und entbehren stets der Saugscheibe. Die Locomotion wird durch die gegliederten Arme selbst bewerkstelligt. — Die Tentakel sind immer streng segmental angeordnet, d. h. auf ein jedes Armsegment kommt ein Paar Tentakel. Diese treten durch je ein Loch zwischen Bauchschild und Seitenschild eines Segmentes hervor. Die Tentakel sind nicht selten mit einer grösseren Anzahl von Sinnespapillen bedeckt. Ein aus dem basalen Ringganglion kommender Nerv, welcher in der tieferen Lage der Bindegewebsschicht der Wandung verläuft, durchzieht den Tentakel von der Basis bis zur Spitze.

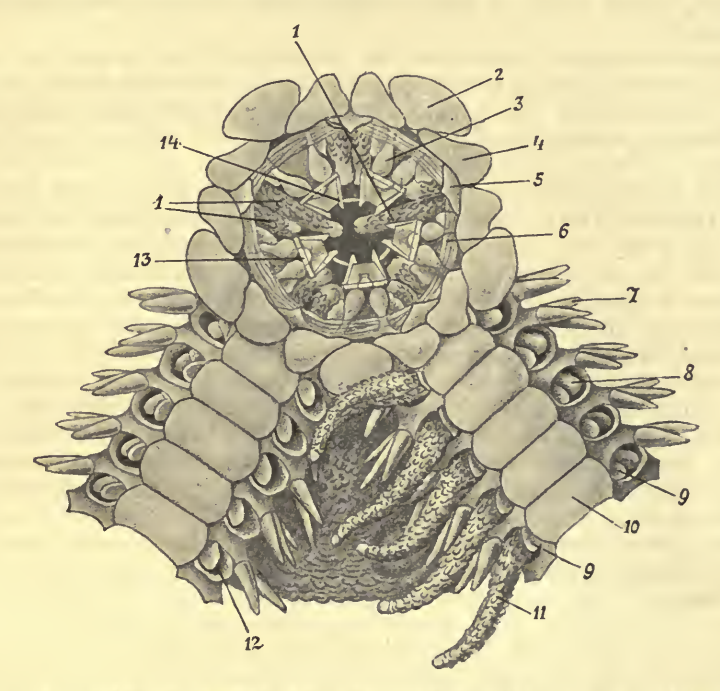


Fig. 748. Stück der Scheibe von Hemipholis cordifera, von der Oralseite, nach Lyman. 1 Mundfüsschen, 2 Mundschilder, 3 Kiefer = Mundeckstücke, 4 Seitenmundschilder, 5 erstes Bauchschild, 6 Mundhaut, Lippe, 7 Stacheln auf den Marginalplatten, 8 zurückgezogene Tentakel, 9 Tentakelschuppe, 10 Bauchschilder, 11 vorgestreckte Tentakel, 12 Tentakelporen, 13 Torus angularis, 14 Zähne.

Dass die 10 ersten Tentakelpaare als Mundfühler in den Umkreis der Mundhöhle hineingerückt sind und ihre Kanäle direct vom Ringkanal beziehen, ist schon weiter oben erwähnt worden.

V. Crinoidea. Ueber die als Tentakelchen entwickelten Ambulacralanhänge dieser Klasse ist schon oben das Nöthige gesagt worden. Sie besitzen nie Saugscheiben, haben nie locomotorische Functionen, stehen vielmehr bloss im Dienste der Athmung und Nahrungszufuhr.

VI. Das Cölom (Enterocöl, echte oder secundäre Leibeshöhle).

Zum Cölom rechnen wir alle diejenigen Hohlräume des Körpers, welche von den Enterocölbläschen der Larve abstammen. Das Cölom ist allseitig von einem Endothel ausgekleidet, das gewöhnlich als Wimperepithel entwickelt ist. Die Cölomflüssigkeit ist ganz so beschaffen, wie die schon besprochene Wassergefässflüssigkeit; das Cölom ist aber vom Ambulacralgefässsystem, wenn wir von eiuer einzigen, weiter unten zu besprechenden Stelle absehen, vollständig abgeschlossen.

Nirgends existirt das Cölom als einheitlicher Raum, sondern es ist immer in verschiedene Hohlräume abgetheilt, die vollständig von einander abgeschlossen sein können. Der ansehnlichste dieser Hohlräume ist derjenige, welcher die Eingeweide enthält. Wir wollen ihn schlechtweg als Leibeshöhle bezeichnen.

Am geräumigsten ist die Leibeshöhle bei den Echinoideen und Holothurioideen, wo sie fast den ganzen Hohlraum der Schale, resp. des sack- oder schlauchförmigen Körpers ausmacht. Etwas weniger geräumig ist sie in der Scheibe der Seesterne, und sehr eingeschränkt erscheint sie in der Scheibe der Ophiuroidea. Bei den Crinoiden ist sie von einem bindegewebigen, mehr oder weniger stark verkalkten Maschenwerk durchsetzt.

Wo sich der Körper in der Richtung der Radien zu Armen auszieht, setzt sich die Leibeshöhle auch in diese hinein fort und wird hier zur Armhöhle. Diese ist bei den Asteroideen recht geräumig, während sie bei den Ophiuroideen und Crinoideen durch die starke Entwickelung von Skeletstücken (Wirbel, Armglieder) in den Armen stark eingeengt erscheint.

Ein besonderer Abschnitt des Cöloms, der Periösophagealsinus (Peripharyngealsinus, Schlundsinus) umgiebt den Schlund resp. den Pharynx. Bei den Echinoideen ist er gegen die Leibeshöhle vollständig abgeschlossen. Die Membran, welche die Leibeshöhle von dem Periösophagealsinus trennt, heisst bei den mit einem Kaugerüst ausgestatteten Seeigeln (Cidaroiden, Diadematoiden und Clypeastroiden) Laternenmembran. Sie umhüllt die Laterne gegen die Leibeshöhle zu vollständig.

Bei vielen Seeigeln stülpt sich dieser Abschnitt des Cöloms am Peristomrande nach aussen vor und bildet die äusseren Kiemen; bei anderen buchtet sich die Laternenmembran gegen die Leibeshöhle zu aus und bildet die STEWART'schen Organe.

Bei den Holothurien und Echinoideen ist der Enddarm von einem kleinen Cölomsinus, dem Perianalsinus, umgeben.

Bei den Echinoideen, Asteroideen und Ophiurideen erstreckt sich ein von der umgebenden Leibeshöhle abgeschlossener Cölomabschnitt aus der Gegend des Madreporiten interradial bis zur Gegend des Ringkanals des Wassergefässsystems. Es ist der axiale Sinus. In ihm verläuft der Steinkanal, und er enthält eine Lymphdrüse, die sogenannte ovoide Drüse oder das Axenorgan.

Der Axialsinus steht bei den Seeigeln mit der unter dem Madreporiten gelegenen Ampulle in offener Communication. Neuere ontogenetische Untersuchungen haben dargethan, dass auch diese Ampulle enterocölen Ursprungs ist und also einen Cölomabschnitt darstellt.

Da der Steinkanal in die Ampulle mündet, so existirt an dieser Stelle und nur an dieser Stelle eine offene Communication zwischen einem abgeschlossenen Abschnitt des Cöloms (dem Axialsinus) und einem Abschnitt des Wassergefässsystems (dem Steinkanal).

A. Die Leibeshöhle.

I. Die geräumige Leibeshöhle der Holothurioideen erfährt eine Gliederung durch das Mesenterium, durch welches der Darm an der Leibeswand befestigt ist. Entsprechend den drei Darmschenkeln können wir am Mesenterium drei Abschnitte unterscheiden, das dorsale Mesenterium für den vom Schlund nach hinten verlaufenden ersten Darmschenkel, das linke dorsale Mesenterium für den zweiten, nach vorn umbiegenden Darmschenkel und das rechte ventrale Mesenterium für den dritten, nach hinten zur Cloake verlaufenden Darmschenkel. Alle drei Abschnitte sind interradial gelagert.

Nur bei den Synaptiden finden sich die sogenannten Wimperurnen oder Wimpertrichter (Fig. 749). Es sind trichter-, becher- oder pantoffelförmige Organe, welche vermittelst eines Stieles an der Leibeswand oder am Mesenterium befestigt sind und frei in die Leibeshöhle hineinhängen. In besonders grosser Anzahl finden sie sich rechts und links vom dorsalen Mesenterium. Bei Chiridota sitzen zahlreiche Trichter auf einem gemeinsamen Stiel und bilden so Wimpertrichterbäumchen.

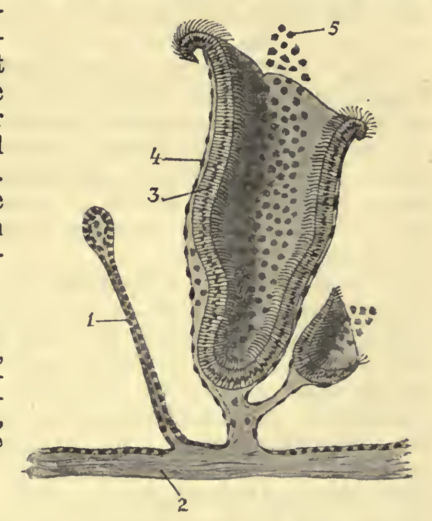


Fig. 749. Wimperurne einer Synaptide, nach Cuénot. 1 Mesenterium, 2 Ringmuskelschicht der Leibeswand, 3 bewimpertes Innenepithel der Urne, 4 Endothel der Leibeshöhle, 5 Lymphzellen. Neben der Hauptturne eine junge Nebenurne.

Der Trichter besteht aus drei Schichten, einem äusseren, endothelialen Plattenepithel, einer mittleren, äusserst dünnen, bindegewebigen Schicht und einem inneren, das Lumen begrenzenden, hohen Epithel, das lange Wimpern trägt. Das Lumen ist gegen den Stiel zu blind geschlossen, gegen die Leibeshöhle weit offen.

Die kräftige Cilienbewegung der Wimperurnen dürfte dazu dienen, eine Strömung und Circulation der Leibeshöhlenflüssigkeit hervorzurufen.

II. Echinoidea. In ähnlicher Weise wie bei den Holothurien wird bei den Echinoideen die Leibeshöhle abgetheilt durch Mesenterien, welche den Darm in seinen später zu besprechenden Windungen folgen und ihn an die Innenfläche der Schale befestigen. Auch die Geschlechtsorgane sind durch Mesenterien an der Schale befestigt. Diese Mesenterien sind bei den regulären Seeigeln stark, bei den Spatangoiden wenig oder gar nicht durchbrochen oder durchlöchert.

Besonders stark und derb sind die Mesenterien bei den Spatangoiden, wo sie den schweren, mit Sand erfüllten Darm zu tragen haben. Hier sind auch die Darmwindungen unter einander durch Mesenterien verbunden. Besondere Bänder befestigen den Darm am apicalen und am oralen Pol der Schale, und hier kann es, zum Zwecke der Insertion der Bänder, zur Bildung von inneren Fortsätzen (Apophysen) der Schale kommen. Zwei solcher Apophysen finden sich am Apicalpol am Ende des Steinkanals, und eine dritte kommt nicht selten in einem Interradius am Peristom vor.

Der axiale Sinus mit dem Axenorgan und dem Steinkanal ist einerseits durch ein Band am Apicalpol, anderseits durch ein Band am Schlunde befestigt.

Ueber die den Schalenhohlraum durchsetzenden verkalkten Pfeiler, Scheidewände etc. der Clypeastriden vergleiche pag. 996.

In der Leibeshöhlenflüssigkeit der Seeigel finden sieh neben den Blutkörperchen spermatozoenähnliche Zellen mit langem, lebhaft beweglichem Flagellum, in grosser Zahl. Sie mögen dazu dienen, in der Leibeshöhlenflüssigkeit einen Strudel hervorzurufen.

III. Asteroidea. Die Leibeshöhle der Scheibe ist wenig geräumig, sie wird zum grössten Theile von dem grossen Magensack ausgefüllt. Mesenterien fehlen im grössten Umfange des Darmes oder sind nur als isolirte bindegewebige Fäden und Stränge entwickelt. Im peripheren Theile der Scheibe durchsetzen in den Interradien radiär gestellte Bänder oder Septen in senkrechter Richtung die Leibeshöhle, indem sie die dorsale (apicale) Leibeswand mit der ventralen (oralen) verbinden.

Unser Interesse nehmen bei den Asteroideen die auf diese Gruppe beschränkten Lymphkiemen, Kiemenbläschen oder Papulae in Anspruch. Es handelt sich um kleine, bläschenförmige Ausstülpungen der Leibeswand, die in grosser Zahl zwischen den Skeletplatten vorkommen können. An diesen Ausstülpungen ist die Leibeswand, zur Erleichterung der Osmose, stark verdünnt und entbehrt der Kalkeinlagerungen. Im übrigen besteht sie aus den nämlichen Schichten wie anderswo am Körper: einer äusseren, stark wimpernden und drüsigen Epithelschicht, einer mittleren Bindegewebsschicht mit Längs- und Ringmuskelfasern und einem inneren Wimperepithel, das nichts anderes ist als Endothel der Leibeshöhle. Der Hohlraum der Papulae ist nur ein die verdünnte Leibeswand nach aussen vordrängendes Divertikel der Leibeshöhle.

Die Papulae sind empfindlich und contrahiren sich bei der leisesten Berührung.

Bei Seesternen mit sehr dicker Leibeswand dringen von der Leibeshöhle Divertikel in sie vor und verästeln sich auf dem Wege zur Oberfläche. Hier angekommen, tritt jeder Ast in ein Kiemenbläschen ein.

Bei gewissen Formen speist ein die Leibeswand durchsetzendes Divertikel der Leibeshöhle ein ganzes Büschel von Kiemenbläschen.

Ein beständiges Zu- und Abströmen der Leibesflüssigkeit lässt sich in den Kiemenbläschen leicht beobachten.

Jedes Kiemendivertikel der Leibeshöhle ist in der Bindegewebsschicht der Leibeswand von einer ringförmigen Lacune umgeben.

Die Kiemenbläschen kommen sowohl auf den Armen als auf der Scheibe vor. Bei den Phanerozonia finden sie sich nur auf der Oberseite des Körpers, bei den Cryptozonia hingegen können sie auch an den Seiten der Arme und auf der Unterseite (Oralseite) auftreten.

IV. Ophiuroidea. Die Leibeshöhle der Scheibe ist durch den Magensack und die Bursaltaschen ausserordentlich eingeengt. Bindegewebige, vom Endothel überzogene Fäden und Bänder in zerstreuter Anordnung durchsetzen sie und verbinden die Eingeweide mit der Leibeswand.

V. Crinoidea. Die Leibeshöhle des Kelches ist von bindegewebigen, von Endothel überzogenen, Bändern, Balken, Fäden etc., die zusammen ein schwammiges Maschenwerk darstellen und häufig verkalken, fast vollständig obstruirt. In diesem Maschenwerk ist eine sackförmige Membran differenzirt, welche die Leibeshöhle in einen centralen und einen peripheren Raum sondert. Der centrale, welcher den Darm enthält, wird als periintestinale Höhle, der periphere als subtegumentäre Höhle bezeichnet. In der Periintestinalhöhle ist selbst wieder ein gesonderter Abschnitt des Cöloms, die axiale Leibeshöhle, enthalten. Um diese herum windet sich der Darm auf. Sie enthält den Genitalstolo und steht einerseits mit den fünf Kammern des im Apex des Kelches gelegenen gekammerten Organes und durch dieses mit den Cölomkanälen des Stieles und der Cirren, anderseits mit den oralen oder Subtentacularkanälen der Arme in Communication. Die Periintestinalhöhle hingegen setzt sich in die dorsalen oder apicalen Armkanäle fort.

B. Die Armhöhlen.

I. Asteroidea. Die Leibeshöhle der Scheibe setzt sich als ein ansehnlicher Hohlraum in die Arme fort bis an deren Spitze. Sie herrscht in dem ganzen von den Skeletstücken umschlossenen Gebiet des Armes und enthält 1) die Ampullen des Wassergefässsystems, 2) die beiden radiären Blindsäcke des Magens und event. 3) auch einen Theil der Geschlechtsdrüsen. Die radiären Blindsäcke des Magens — es kommen ihrer zwei auf jeden Arm — sind ein jeder durch zwei in der Längsrichtung des Armes verlaufende Aufhängebänder an der dorsalen Armwand befestigt, so dass über jedem Blindsack ein Cölomkanal liegt, dessen Wandung besteht 1) dorsalwärts aus der Armwand, 2) ventralwärts aus der Wandung des Blindsackes, 3) seitlich aus den beiden Aufhängebändern (vergl. Fig. 735, p. 1002).

II. Ophiuroidea (Fig. 736, p. 1003). Die Wirbel nehmen einen so grossen Theil des Querschnittes der Arme in Anspruch, dass für das Armcölom nur noch ein sehr geringer Platz übrig bleibt. Wir finden es als einen flachen Spaltraum unter der Rückenwand des Armes. Es ist in ebenso viele aufeinander folgende Kammern eingetheilt, als der Arm Segmente aufweist, und zwar sind die Kammern von einander durch quere, senkrechte Kalksepten, welche die Wirbel mit den äusseren Skeletplatten des Armes verbinden, unvollständig geschieden. Diese Septen lassen eine mediodorsale Lücke frei, durch welche alle Kammern mit einander in offener Communication stehen (Dorsalkanal der Autoren).

In der dorsalen Mittellinie ist das Endothel der Armhöhle verdickt und trägt besonders kräftige Wimpern. Es kommt so in jedem Arm ein longitudinales Wimperband oder ein Wimperstreifen zu

Stande, der, in der Scheibe angekommen, in das gewöhnliche Endothel übergeht, der aber durch die Thätigkeit seiner kräftigen Wimpern eine Strömung in der Leibesflüssigkeit der Armhöhle zu erzeugen und zu unterhalten geeignet ist. Bisweilen ist der Wimperstreifen etwas rinnenförmig vertieft.

III. Crinoidea (Fig. 737, p. 1004). Auch hier ist die Armhöhle durch die starke Entwickelung der Skeletglieder der Arme stark reducirt, erhält sich aber im Gegensatz zu den Ophiuroidea auf der Ventralseite der Arme. Sie ist durch ein horizontales Längsseptum in zwei über einander liegende Kanäle getheilt, welche beide den Arm und seine Verzweigungen bis an die Spitze der Pinnulae durchlaufen. Von den beiden Cölomkanälen heisst der dorsale (apicale) Dorsalkanal, der ventrale (orale) Ventralkanal oder Subtentaculärkanal. Der letztere mündet im Kelche in das axiale Cölom, der erstere in die Periintestinalhöhle. Der Ventralkanal ist selbst wieder durch ein senkrechtes Längsseptum in zwei seitliche Kanäle getheilt.

Im Dorsalkanal buchtet sich stellenweise (besonders in den Pinnulae) das Endothel zu kleinen, sackförmigen Ausstülpungen aus, die als Wimperkörbchen oder Wimpersäckchen bezeichnet werden. Während ihr Boden aus flachen Zellen besteht, ist das Epithel an der Mündung in den Dorsalkanal stark verdickt und mit grossen Cilien ausgerüstet. Zweifellos spielen diese Wimperkörbchen dieselbe Rolle wie der Wimperstreifen in den Armhöhlen der Ophiuroiden und die Wimperurnen der Synaptiden.

C. Der Periösophagalsinus.

I. Holothurioidea (Fig. 746, p. 1018). Der Schlund wird auf der Strecke vom Munde bis zum Ringkanal des Wassergefässsystems von einer Membran wie von einer Scheide umgeben, so dass zwischen beiden (zwischen Schlundwand und umhüllender Membran) ein niedriger Hohlraum besteht, es ist der Periösophagalsinus, ein Abschnitt des Cöloms. Die Radialkanäle des Wassergefässsystems verlaufen an seiner Aussenseite. Er ist in radiärer Richtung von zahlreichen Bändern und Fäden durchsetzt, welche sich einerseits an die Schlundwand, anderseits an die Aussenmembran des Sinus anheften. Diese fehlen nur in dem dem Mund zunächst gelegenen Abschnitt des Sinus, der also frei bleibt (Peribuccalsinus). Der Periösophagalsinus steht gewöhnlich durch eine wechselnde Zahl von Oeffnungen in seiner Aussenmembran mit der allgemeinen Leibeshöhle in offener Communication. (Bei Cucumaria sind es ihrer fünf, sie sind gross und interradial gelagert.) Nur bei den Elasipoden ist der Periösophagalsinus durch eine, von dem Ringkanal des Wassergefässsystems direct zur Körperwand verlaufende, ununterbrochene Aussenmembran vollständig von der allgemeinen Leibeshöhle abgeschlossen.

II. Echinoidea. Bei den Spatangoiden (Fig. 750) grenzt eine horizontale Membran, welche vom ersten Anfangstheil des Darmes zum Umkreis des Ringkanales des Wassergefässsystems hinzieht, einen sehr unansehnlichen Periösophagalsinus des Cöloms von der grossen, geräumigen Leibeshöhle vollkommen ab. Bei den mit einem Kaugerüst ausgestatteten Seeigeln entwickelt sich das Kaugerüst eben in diesem Sinus,

der dadurch eine grosse Ausdehnung erlangt. Die Membran, welche den Periösophagalsinus von der allgemeinen Leibeshöhle vollständig abschliesst, wird dadurch zu der das Kaugerüst allseitig, von der Austrittsstelle des Darmes aus der Laterne oben, bis zum perignathischen Apophysenring unten, überziehenden Laternenmembran. Der Periösophagalsinus (Fig. 739, $_{44}$, p. 1010) wird zum grössten Theil vom Kaugerüst ausgefüllt, und die übrig bleibenden Räume werden verschiedentlich von Trabekeln, Bändern etc. durchzogen. Alle radiären Organe verlaufen in ihrem Anfangstheile (bis zu den Aurikeln) im Inneren der Periösophagalhöhle.

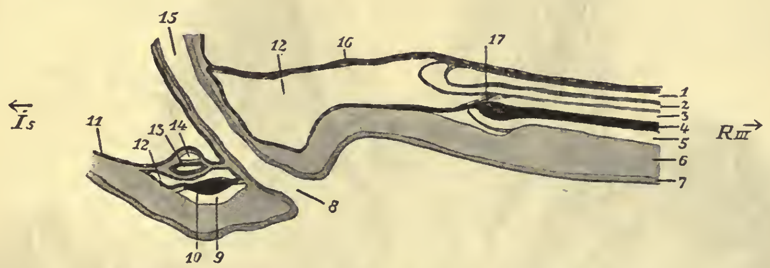


Fig. 750. Medianschnitt durch die Mundgegend eines Spatangus purpureus, nach Cuénot. I_5 Hinterer unpaarer Interradius, R_{III} vorderer unpaarer Radius, 1 Radialkanal des Wassergefässsystems, 2 radiäres Blutgefäss, 3 radiärer Pseudohämalkanal, 4 radiärer Nervenstrang, 5 radiärer Epineuralkanal, 6 Schale, 7 Körperepithel, 8 Mund, 9 epineuraler Ringkanal, 10 Ringnerv, 11 Endothel der Leibeshöhle, 12 Periösophagalsinus, 13 Wassergefässring, 14 Blutgefässring?, 15 Oesophagus, 16 Membran, welche den Periösophagalsinus von der Leibeshöhle abgrenzt, 17 Septum, das den Pseudohämalkanal vom Periösophagalsinus abschliesst.

Adnexe des Periösophagalsinus sind die äusseren Kiemen und die Stewart'schen Organe der Seeigel.

Die äusseren Kiemen (Fig. 739, $_1$) stellen 5 Paar verästelte Anhänge dar, die sich an der Peripherie des Mundfeldes, am inneren Rande des Peristoms auf der Mundhaut erheben und frei nach aussen vorragen. Auf jeden Interradius kommt ein Paar solcher Kiemen. Der Peristomrand der Scheibe ist an den betreffenden Stellen zur Aufnahme der Kiemen ausgeschnitten, so dass man nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Ausschnitte bei trockenen Schalen lebender oder ausgestorbener Seeigel auf das Vorhandensein oder Fehlen äusserer Kiemen schliessen kann.

Die Kiemen sind hohle Ausstülpungen der Mundhaut, der Hohlraum ist eine directe Fortsetzung des Periösophagalsinus und steht mit diesem in offener Communication, so dass die Leibesflüssigkeit des Sinus in die Kiemen eintreten und wieder in den Sinus zurückströmen kann. Ihre Wandung besteht aus einem äusseren, hohen, mit langen Cilien ausgestatteten Epithel, einer mittleren bindegewebigen Schicht mit Kalkkörperchen und Lacunen und dem inneren bewimperten Endothelüberzug.

Aeussere Kiemen kommen bei den meisten endocyclischen (regulären) Seeigeln vor. Sie scheinen nur bei den Cidaroiden zu fehlen.

Die Stewart'schen Organe. Wie durch Ausstülpung der Mundhaut nach aussen die äusseren Kiemen zu Stande kommen, so entstehen durch Ausstülpung der Laternenmembran in die allgemeine Leibeshöhle hinein die Stewart'schen Organe. Es sind zartwan-

dige Blasen oder Schläuche von sehr verschiedener Grösse. Gewöhnlich sind sie in der Fünfzahl vorhanden, je einer in jedem Radius der Laterne. Sie ragen vom Rande der (apicalwärts gekehrten) Basis des Kaugerüstes, unmittelbar unter den Gabelstücken, zwischen diesen und den Zwischenkieferstücken (vergl. pag. 990) in die Leibeshöhle vor. Der Hohlraum der Blase ist ein Divertikel des Periösophagalsinus.



Fig. 751. Eingeweide von Asthenosoma, nach F. und P. Sarasin. 1 Gonaden, 2 Einschnürung an einem Stewart'schen Organ, 3 Stewart'sches Organ, 4 Muskelblätter, 5 Radialkanal des Wassergefässsystems, 6 Endzipfel eines Stewart'schen Organs, 7 Gabelstücke des Kaugerüstes, 8 und 9 obere und untere Darmwindung, 10 „Poli'sche Blasen", 11 Darm.

Die Stewart'schen Organe sind bei den Cidaroiden in ansehnlicher Weise entwickelt. Sie sind meist mit secundären Ausstülpungen besetzt. Da die Cidaroiden keine äusseren Kiemen besitzen, so kam man zu der Vermuthung, dass bei ihnen die fehlenden äusseren Kiemen functionell durch die Stewart'schen Organe ersetzt werden, und nannte diese innere Kiemen. Der Versuch einer näheren Begründung der Ansicht,

von der respiratorischen Bedeutung der STEWART'schen Organe stösst jedoch auf grosse Schwierigkeiten.

Riesige Dimensionen nehmen die STEWART'schen Organe bei den Echinothuriden (Fig. 751, $_3$) an (bei denen übrigens die äusseren Kiemen nicht fehlen). Sie erfüllen hier einen grossen Theil der Leibeshöhle. Es wurde vermuthet, dass sie hier dazu dienen sollen, einen allfälligen Collaps der biegsamen Schale, etwa zur Zeit der Entleerung der Geschlechtsproducte, zu verhindern.

Bei gewissen Clypeastroiden (Echinodiscus biforis, Peronella orbicularis) wurden kleine, sehr dünnwandige, interradial gelagerte, bläschenförmige Ausstülpungen der Laternenmembran auf der Basis der Laterne selbst als STEWART'sche Organe bezeichnet. In jedem Interradius kommen ihrer zwei vor, doch fehlen sie gewöhnlich in demjenigen Interradius, in welchem der aufsteigende Darm der Laterne aufliegt.

III. Ophiuroidea. Zwei über einander gelagerte, ringförmige Membranen verbinden im Umkreise des Schlundes, die Leibeshöhle durchsetzend, den Schlund mit dem Mundskelet. Sie grenzen so zwei sehr wenig geräumige Periösophagalsinusse von der allgemeinen Leibeshöhle ab.

D. Der Perianalsinus.

Bei den Holothurioideen (excl. Synaptiden) und den Echinoideen ist der letzte Abschnitt des Enddarmes durch eine ringförmige Membran mit der benachbarten Leibeswand verbunden. Diese Membran grenzt einen kleinen Perianalsinus von der allgemeinen Leibeshöhle ab. Contrahiren sich die in der Wandung des Perianalsinus reichlich vorhandenen Ringmuskelfasern, so wirken sie als Sphincter und verschliessen den Anus. Bei den regulären Seeigeln findet sich unter dem Perianalsinus noch ein zweiter, den Enddarm umgebender, abgeschlossener Periproctalsinus.

E. Der Axensinus.

I. Asteroidea. Im Madreporiteninterradius durchsetzt eine ansehnliche, senkrecht im Körper verlaufende, abgeplattete Röhre mit derben flachen, radiär gestellten Seitenwänden die allgemeine Leibeshöhle. Sie verbindet die Gegend des Madreporiten mit der ventralen Leibeswand. Der Hohlraum der Röhre ist ein Abschnitt der echten Leibeshöhle und steht auf Jugendstadien mit dem Enterocöl in offener Communication: es ist der sogenannte Axensinus (Sackkanal, schlauchförmiger Kanal, sac hydrophorique). Er umschliesst und enthält 1) den Steinkanal, der von der Madreporenplatte zum Ringkanal heruntersteigt, und 2) das Axenorgan (Dorsalorgan, Herz, Pseudoherz), welches durch ein Mesenterium an seiner Wand befestigt ist. Die derbe Wandung des Axensinus besteht aus folgenden Schichten: 1) dem der allgemeinen Leibeshöhle zugekehrten wimpernden Endothel der Leibeshöhle, 2) Längsmuskelfasern, 3) Bindegewebe, 4) dem inneren, dem Axensinus zugekehrten wimpernden Endothel. Der Axensinus mündet dorsalwärts in den aboralen Ringkanal (Ringsinus) des Genitalsystems.

II. Ophiuroidea (Fig. 742, p. 1013). In Folge der Verlagerung des Madreporiten auf die Oralseite wendet sich der aus dem Ringkanal entspringende Steinkanal nach aussen und unten. Er steht an seinem

distalen Ende mit einem kleinen Cölomsinus in Verbindung, der, gewöhnlich als Ampulle bezeichnet, auf seiner dem Centrum der Scheibe zugekehrten Seite liegt und seinerseits durch den Wassergefässporus nach aussen mündet. Dieser Sinus dürfte dem Axensinus der Seesterne entsprechen. Ein weiterer Sinus begleitet den Steinkanal an seiner der Peripherie der Scheibe zugekehrten Seite und mündet in den Ringkanal des Genitalsystems. Seine dem Steinkanal anliegende Wand ist als ovoide Drüse entwickelt.

III. Echinoidea (Fig. 739, p. 1010). Hier ist der vom Ringkanal zum Apex emporsteigende und vom Steinkanal begleitete Axensinus fast vollständig durch das stark entwickelte Axenorgan ausgefüllt. Von einem unter dem Madreporiten neben der Ampulle liegenden geräumigen Sinus, in den ein Fortsatz des Axenorganes hineinragt, ist er durch ein Septum vollständig abgeschlossen. Nur auf frühen Entwickelungsstadien stehen beide mit einander in Communication. Auch die anfänglich überall bestehende Communication des Axensinus mit dem aboralen Ringsinus des Genitalsystems ist bei den erwachsenen Seeigeln (mit der einzigen, bis jetzt bekannten Ausnahme von Echinocyamus pusillus) unterbrochen.

IV. Crinoidea. Bei den Comatuliden soll ein axialer Abschnitt der Leibeshöhle, um welchen herum der Darm sich aufwindet, existiren. Bei anderen Crinoiden scheint ein solcher Axensinus zu fehlen oder durch Bindegewebe ausgefüllt zu sein. Beziehungen zu den Steinkanälen existiren beim erwachsenen Thiere nicht. Dagegen wird er in der Richtung der Hauptaxe durchsetzt von einem Dorsalorgan (drüsigen Organ), welches wohl dem Axenorgan anderer Echinodermen entspricht, obschon es einen ziemlich abweichenden Bau besitzt. Entscheidend für die Homologie scheint mir zu sein, dass das Dorsalorgan der Crinoiden ähnliche Beziehungen zum Genitalsystem zeigt, wie das Axenorgan der Echinoiden, Asteroiden und Ophiuroiden.

V. Holothurioidea. Hier existirt kein von der allgemeinen Leibeshöhle gesonderter Axensinus.

F. Das Axialorgan
(Dorsalorgan, Herz, Pseudoherz, Niere, Plastidogenes Organ, Ovoide Drüse, Lymphdrüse).

Ueber kein Organ der Echinodermen sind so widersprechende Angaben gemacht worden, wie über das Axialorgan. Die in der Ueberschrift angeführten Namen, die es von verschiedenen Autoren erhalten hat, zeigen, welche verschiedenen Functionen man ihm zugeschrieben hat.

Nach den neuesten anatomischen und ontogenetischen Untersuchungen scheint sich Folgendes mit einiger Bestimmtheit über das Organ sagen zu lassen.

1) Das Organ liegt am Axensinus oder im Axensinus.

2) Es entwickelt sich aus dem Endothel der Leibeshöhle und bildet auf frühen Entwickelungsstadien durch Wucherung Fortsätze, Stränge oder Röhren, die an bestimmten Stellen des Körpers zu den Gonaden (Ovarien oder Hoden) werden.

3) Auch beim erwachsenen Thier steht das Axialorgan in den meisten Fällen noch mit dem Genitalsystem in Verbindung, functionirt

aber, wenigstens bei den Asteroideen, Ophiuroideen und Echinoideen, wahrscheinlich als Lymphdrüse.

Die Holothurien scheinen kein Axialorgan zu besitzen.

Bei den Asteroideen, Ophiuroideen und Echinoideen besteht das Axialorgan aus einem bindegewebigen Netzwerk, in dessen Maschen (eingebettet in Blutplasma) rundliche Zellen liegen, die durch fortwährende Theilungen Lymphkörperchen liefern.

I. Asteroidea. Das Axialorgan liegt im Axensinus, an dessen Wand es durch ein Mesenterium befestigt ist. Unter dem Madreporiten entsendet es einen Fortsatz in einen vom Axensinus vollständig abgeschlossenen, kleinen Hohlraum. Ausserdem quillt es an einzelnen Stellen durch die Wand des Axensinus hindurch in die allgemeine Leibeshöhle vor.

II. Ophiuroidea. Das Axialorgan entwickelt sich aus der dem Steinkanal anliegenden Wand des Sinus, welcher diesen (den Steinkanal) auf der der Peripherie der Scheibe zugekehrten Seite begleitet. Es ragt als ein ziemlich massiver Strang in den Sinus vor, sein Lumen fast vollständig obturirend.

III. Echinoidea (Fig. 739, $_{32}$). Das Axenorgan liegt im Axensinus, den es fast vollständig ausfüllt, indem es mit seiner Wand durch zahlreiche Verbindungsstränge in Zusammenhang tritt. Es entsendet einen Fortsatz in den unter dem Madreporiten neben der Ampulle liegenden Sinus, welcher (der Fortsatz) die diesen Hohlraum vom Axensinus trennende Scheidewand durchsetzt.

IV. Crinoidea (Fig. 765 *gp*). Hier hat das als Genitalstolo oder als drüsiges Organ oder als Dorsalorgan bezeichnete Axialorgan einen abweichenden Bau. Als ein dünner Strang nimmt es seinen Ursprung in der Axe des gekammerten Organes, steigt dann direct durch den axialen Abschnitt der Leibeshöhle des Kelches hindurch gegen den Mund empor, indem es in seinem Verlaufe zunächst anschwillt und sich dann wieder verjüngt. Es besteht aus einem Complex sich vielfach windender, in ein bindegewebiges Stroma eingeschlossener Kanäle mit engem Lumen, die auch, unter Schwund des Lumens, zu Strängen werden können. Die Kanäle sind von einem Cylinderepithel ausgekleidet. In der Axe des gekammerten Organes besteht das Axialorgan nur aus wenigen und sehr dünnen Strängen oder Kanälen, wenn es aber das gekammerte Organ verlässt und in die Leibeshöhle emporsteigt, so schwellen seine Kanäle an und verästeln sich, so dass ihre Zahl bis gegen die Mitte der Leibeshöhle zunimmt. Dann nimmt ihre Zahl wieder ab, indem der eine nach dem anderen blind endigt. Schliesslich besteht das Axialorgan in der Mundgegend nur noch aus wenigen Strängen, welche sich höchst wahrscheinlich in die Genitalröhren oder Genitalstränge der Arme fortsetzen. Wenigstens wurde dieser Zusammenhang bei der jungen Antedon nachgewiesen und ferner beobachtet, dass ontogenetisch die Genitalröhren aus dem Axialorgan hervorknospen.

G. Der gekammerte Sinus der Crinoiden und seine Fortsetzung in den Stiel und in die Cirren.

Ganz im Apex des Kelches, bei Antedon eingeschlossen in das Centrodorsale, findet sich ein Hohlraum, welcher den apicalen Theil des Axenorganes umgiebt. Dieser Hohlraum ist enterocölen Ursprungs. Er

ist durch fünf radiär angeordnete, bindegewebige Scheidewände in fünf Kammern eingetheilt, welche allseitig von Epithel ausgekleidet sind („das gekammerte Organ“) (Fig. 765 *ch*).

Bei den gestielten Crinoiden setzt sich der gekammerte Sinus in den Stiel fort und bildet in ihm einen Kanal, der durch 5 radiär angeordnete Scheidewände in 5 Unterkanäle (die Fortsetzung der 5 Kammern des Sinus) getheilt ist, die um eine gemeinsame Axe angeordnet sind. Wahrscheinlich wird diese gemeinsame Axe von einer Fortsetzung des Axenorganes gebildet.

In den Wirtelgliedern des Stieles der rankentragenden Crinoiden erweitert sich der fünftheilige Kanal je zu einer Art neuer Auflage des gekammerten Sinus und giebt in die Cirren je einen Seitenkanal ab, der diese der ganzen Länge nach durchzieht und durch eine horizontale Scheidewand, die bis zur Axe des Steinkanals reicht, in einen oberen und einen unteren Kanal getheilt ist.

Bei den Comatuliden erscheinen die Verhältnisse in Folge des Fehlens des Stieles etwas modificirt. Man hat sich aber vorzustellen, dass nur die Internodien des Stieles fehlen, dass hingegen so viele Quirl- oder Wirtelglieder mit einander und mit dem Centradorsale verschmolzen sind, als dieses Wirtel von Ranken trägt. Dadurch wird der gekammerte Sinus durch Assimilation der in den Quirlgliedern ursprünglich vorhandenen Erweiterungen des Stielkanals vergrössert, und es nehmen jetzt die Cirruskanäle direct von dem gekammerten Sinus ihren Ursprung.

Wie in den Cirren der gestielten Crinoiden, so ist auch in den Cirren der Comatuliden der Kanal durch eine horizontale Scheidewand getheilt, und auch hier setzt sich die Scheidewand eines jeden Cirruskanales bis zu der vom Axenorgan gebildeten Axe des gekammerten Sinus fort. Es erscheint deshalb der gekammerte Sinus der Comatuliden auf in der Richtung der Hauptaxe geführten Schnitten durch die erwähnten Scheidewände in ebenso viele über einander liegende Etagen getheilt, als über einander liegende Cirrenwirtel vorhanden sind.

Die 5 Kammern des gekammerten Sinus verlängern sich, indem sie das Axenorgan begleiten, als immer enger werdende Kanäle, eine kurze Strecke weit oralwärts, um dann blind zu endigen.

Das gekammerte Sinussystem ist also bei den erwachsenen Crinoiden vollständig vom übrigen Cölom abgeschlossen.

Ueber die Beziehungen desselben zum apicalen Nervensystem vergl. den Abschnitt über dieses letztere.

VIII. Das Pseudohämalsystem
(Radiäre Sinusse und Ringsinus des Schizocöls, Subneuralkanäle).

Es handelt sich hier um Kanäle, welche bei allen Echinodermen in übereinstimmender Weise streng an das orale Nervensystem gebunden sind. Sie begleiten als radiäre Pseudohämalkanäle die radiären Nervenstämme bis an das Ende der Radien, sie begleiten als Pseudohämalring den oralen Nervenring in seinem Verlaufe um den Schlund. Dabei liegen sie immer an der inneren (der Leibeshöhle zugekehrten) Seite der Nervenstämme, zwischen diesen und den Wassergefässstämmen. Die radiären Pseudohämalkanäle geben Seitengefässe

ab, welche die Füsschennerven bis zu ihrer Basis oder darüber hinaus begleiten.

Die Pseudohämalkanäle sind mit einer Flüssigkeit erfüllt, welche mit der Cölomflüssigkeit übereinstimmt. Ihre innigen Beziehungen zum oralen Nervenring und den radiären Nervenstämmen lassen vermuthen, dass sie im besonderen Dienste der Ernährung derselben stehen. Man hat auch vermuthet, dass sie, zusammen mit den nachher zu besprechenden Epineuralkanälen, wesentlich dazu dienen, die Nervenstränge vor Druck und Zerrung zu schützen.

Das Pseudohämalsystem ist bei den Holothurioidea und Echinoidea allseitig geschlossen; bei den Asteroideen und Ophiurioideen hingegen communicirt es durch zahlreiche Oeffnungen mit der allgemeinen Leibeshöhle und am Pseudohämalring an einer im Madreporiteninterradius gelegenen Stelle mit dem Axensinus.

Ontogenetisch soll sich (bei Ophiuroideen und Asteroideen) das Pseudohämalsystem als ein Spaltraum im Bindegewebe (Mesenchym) anlegen und also eine Schizocölbildung sein. Nun ist es aber (bei den Holothurioideen ist das sicher), von einem Endothel ausgekleidet. Eine Endothelauskleidung eines Schizocölraumes ist aber bei wirbellosen Thieren eine so befremdende Erscheinung, dass der Wunsch einer erneuten ontogenetischen Untersuchung berechtigt erscheint. Vergl. die Fig. 733—737, p. 1000—1004.

Specielles. Holothurioideen. Der orale Pseudohämalring ist bei den Paractinopoden (Synaptiden) von den radiären Pseudohämalkanälen je durch ein Septum getrennt. Die Pseudohämalkanäle erstrecken sich nur wenig weit nach hinten. Bei den Actinopoden erstrecken sie sich in der ganzen Länge des Körpers, sollen aber ebenfalls an beiden Enden blind aufhören, und es soll kein Pseudohämalring vorhanden sein. Dasselbe gilt für die wohlentwickelten radiären Pseudohämalkanale der Echinoideen. Bei den Crinoideen sind die Kanäle jedenfalls ausserordentlich reducirt; von einigen Seiten wird ihre Existenz überhaupt geleugnet. Die Pseudohämalkanäle der Ophiuroideen geben in regelmässigen, segmentalen Abständen Seitenkanäle ab, welche zur Armhöhle (Dorsalkanal) emporsteigen und sich in sie öffnen. Bei den Asteroideen sind Ringgefässe und Radiärgefässe durch ein Längsseptum zweigetheilt. Das Septum steht in den Radiärkanälen senkrecht, im Pseudohämalring steht es schief und theilt ihn in einen äusseren und unteren und in einen inneren und oberen Kanal. Der letztere communicirt im Madreporiteninterradius mit dem Axensinus, der erstere steht mit der Leibeshöhle der Scheibe durch fünf interradial emporsteigende Seitenkanäle in offener Communication. In regelmässigen Abständen, zwischen je zwei aufeinander folgenden Füsschen, steht jeder radiäre Pseudohämalkanal mit zwei am Rande der Ambulacralfurche ebenfalls in der Längsrichtung des Armes verlaufenden Seitenkanälen in Verbindung. Jedes Ambulacralfüsschen erhält zwei bis an seine Spitze laufende Kanäle vom Pseudohämalsystem, einen vom Radiärkanal und einen vom Seitenkanal. Der Seitenkanal entsendet ausserdem in jedem Winkel zwischen zwei aufeinander folgenden Ambulacralplatten und der anstossenden Adambulacralplatte einen Seitenast zwischen diesen Platten hindurch nach oben. Dieser Seitenast öffnet sich in die Armhöhle.

Interessant ist, dass nicht nur das Mesenterium, durch welches das Axenorgan an der Wand des Axensinus befestigt ist, sich in das Septum

des Pseudohämalringes und durch dieses in das Septum der radiären Pseudohämalkanäle fortsetzt, sondern dass sich auch das Axenorgan, freilich in reducirtem Zustande, eine grössere oder kleinere Strecke weit in diese Septen fortsetzen kann. Dies giebt wieder zu Zweifeln über die Schizocölnatur der Pseudohämalkanäle Veranlassung.

IX. Das Epineuralsystem.

In den Klassen der Holothurioideen, Echinoideen und Ophiuroideen ist das orale Nervensystem des Körpers begleitet von Kanälen, den Epineuralkanälen, die zwischen ihm und dem benachbarten Körperepithel verlaufen. Sie wiederholen also nach aussen vom oralen Nervensystem das es nach innen begleitende Pseudohämalsystem und bestehen wie dieses aus einem oralen Ringkanal und den radiären Epineuralkanälen. Bei den Asteroideen und Crinoideen, wo das orale Nervensystem noch eine epitheliale Lage hat, fehlen die Epineuralkanäle. Das hängt damit zusammen, dass die Bildung der Epineuralkanäle — wie das wenigstens für die Ophiurideen nachgewiesen ist — zusammenhängt mit der Verlagerung der ontogenetisch sich epithelial anlegenden Nervenstränge in die Tiefe. Diese anfänglich epithelialen Stränge werden nämlich von zwei seitlichen Hautfalten, die schliesslich über ihnen zusammenwachsen, überdeckt, so dass zwischen ihnen und der continuirlich über sie hinwegziehenden Haut ein Raum übrig bleibt, der Epineuralkanal. Auch den Synaptiden fehlen Epineuralkanäle. Dies hängt wahrscheinlich mit der besonderen Art und Weise der ontogenetischen Entwickelung ihrer (subepithelialen) Nervenstränge zusammen.

Ein epineuraler Ringkanal fehlt bei den Holothurien, und er steht bei den Echinoideen nicht in Communication mit den radiären Epineuralkanälen. In Zusammenhang mit der Ausbildung eines Ringganglions an der Basis der Ophiuroideententakel kommt an deren Basis auch ein kleiner Epineuralraum (Periambulacralraum) vor.

X. Das Blutgefäss- oder Lacunensystem.

Im Bindegewebe verschiedener Körpertheile kommt in den meisten Echinodermenklassen ein stark entwickeltes System von sehr kleinen Lücken oder Lacunen vor, die sich in einander öffnen und die bald an den Oberflächen gewisser Organe ein dichtes und feines, flächenhaft ausgebildetes Lacunennetz darstellen, bald zu Bündeln von in bestimmten Richtungen verlaufenden und mit einander anastomosirenden Kanälen zusammenfliessen. Dieses Lacunensystem wurde früher allgemein als Blutgefässsystem bezeichnet und mag auch hier noch diesen Namen beibehalten, obschon eine regelmässige Circulation der in ihm enthaltenen Flüssigkeit nach bestimmten Richtungen hin in keinem einzigen Falle nachgewiesen wurde.

Die mit einander communicirenden Lacunen, aus denen das Blutgefässsystem besteht, entbehren jeglicher besonderer Wandung, auch jeglicher Endothelauskleidung, und ihre Anordnung zu Netzen oder Geflechten, die bald flächenartig ausgebreitet sind, bald zu „Gefässstämmen“ sich verdicken, ist für die Echinodermen absolut charakteristisch.

Ein localisirter propulsatorischer Apparat fehlt. Was früher als Herz bezeichnet wurde, hat mit dem Blutgefässsystem nichts zu thun, es ist das Axialorgan.

Die Inhaltsflüssigkeit (das Blut) des Blutgefässsystems ist derjenigen der Leibeshöhle und des Wassergefässsystems ganz ähnlich, nur enthält sie viel mehr gelöste Eiweissstoffe. Auf Schnitten gefärbter und gehärteter Thiere lässt sich deshalb ein Gefäss durch das in seinen Lückenräumen enthaltene ansehnliche, gefärbte Coagulum ziemlich leicht von den fast leeren übrigen Hohlräumen des Körpers unterscheiden. Die im Blute flottirenden geformten Bestandtheile sind dieselben wie in der Leibeshöhle und dem Ambulacralgefässsystem.

Wenn wir von den Ophiuroideen und den Asteroideen, bei denen die Existenz eines Blutgefässsystems überhaupt noch fraglich ist, zunächst ganz absehen, so besteht im Allgemeinen das Blutgefässsystem der Echinodermen aus folgenden Haupttheilen: 1) ein Blutgefässnetz in der Darmwand, welches offenbar die Aufgabe hat, die verdaute und gelöste Nahrung als Albuminoide aus der Darmwand zu absorbiren; 2) zwei grössere Gefässstämme, die den Darm in seinem Verlaufe begleiten und an gegenüberliegenden Seiten desselben angeordnet sind; diese dürften das Blut, das sich im Gefässnetz des Darmes mit Albuminoiden bereichert hat, dem übrigen Gefässsystem zuführen; 3) ein den Mund oder Schlund umgebender Blutgefässring, in welchen die beiden Darmgefässsttämme einmünden; 4) fünf radiäre Blutgefässe, die wie die radiären Wassergefässstämme, Nervenstämme etc. in die Radien verlaufen; 5) ein Gefässnetz an der Oberfläche der Gonaden (Geschlechtsdrüsen); 6) ein Gefässnetz an der Oberfläche des Axenorgans.

Die bindegewebige Umgebung der Gefässe kann an verschiedenen Stellen des Gefässsystems die Aufgabe übernehmen, dem Blute Inhaltskörperchen (Blutzellen) zu liefern (Lymphdrüsen).

Contractionen sind nur — in ganz unregelmässiger und wenig deutlicher Weise — an den Gefässstämmen des Darmes von Holothurien beobachtet worden.

I. Holothurioidea (Fig. 752). Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse bei den Paractinopoda (Synaptidae). Die Darmlacunen ergiessen ihren Inhalt zunächst in zwei Längsgefässstämme, von denen der eine auf der dorsalen, der andere auf der ventralen Seite des Darmes verläuft. Der ventrale mündet nach vorn in den dorsalen ein, der dann, im dorsalen Mesenterium verlaufend, direct zur Keimdrüse geht und sich in ein geräumiges Lacunensystem fortsetzt, das in ihrer Wand derart entwickelt ist, dass sie in eine äussere und eine innere (das Keimepithel tragende) Lamelle auseinanderweicht. Ausserdem giebt das dorsale Gefäss noch einen unbedeutenden Seitenast gegen die Stelle hin ab, wo der Steinkanal in den Ringkanal einmündet. Ein Ringkanal des Blutgefässsystems soll nach neueren Untersuchungen ebensowenig existiren wie Radiärgefässe und Fühlergefässe. Bei den Actinopoden (Fig. 752) ist das Blutgefässsystem vollständiger entwickelt. Aus dem Lacunennetz der Darmwand (welches auf der Innenseite der Muskelschicht liegt) sammelt sich auch hier das Blut in zwei den Darm der ganzen Länge nach (bis zum Enddarm) begleitenden Gefässstämmen, einem dorsalen oder mesenterialen und einem ventralen oder antimesenterialen. Diese beiden Stämme münden vorn, unmittelbar hinter dem Ringkanal des Wassergefässsystems, in ein den Schlund umgeben-

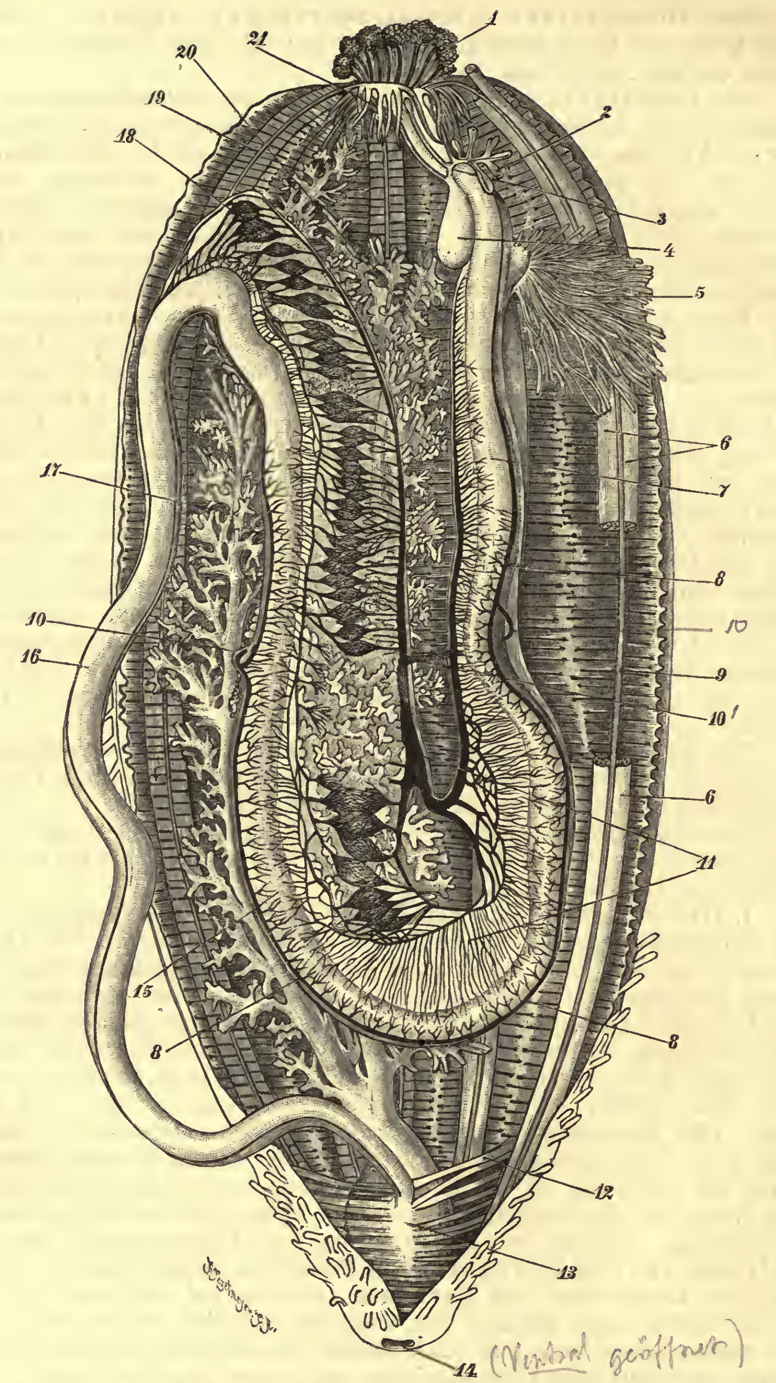


Fig. 752. Organisation von Holothuria tubulosa. Das Blutgefässsystem schwarz. 1 Mundtentakel, 2 Steinkanäle, 3 Wassergefässring, 4 Poli'sche Blase, 5 Gonade, 6 Längsmuskeln, 7 vorderer Darmschenkel, 8 ventrales Darmgefäss, 9 radiales Wassergefäss,

10 ventrale
10' dorsale

10 Gefässanastomose, 11 dorsales Darmgefäss, 12 Fäden und Stränge (musculöser und bindegewebiger Natur), welche die Kloake an der Leibeswand befestigen, 13 Kloake, 14 Kloakenöffnung (Anus), 15 mittlerer Darmschenkel, 16 hinterer Darmschenkel, 17 rechter Kiemenbaum, 18 Wundernetze, 19 Radialkanal des Wassergefässsystems, 20 linker Kiemenbaum, 21 Fühlerampullen. Nach MILNE EDWARDS und CARUS.

des Ringgefäss ein, von dem 5 Radiärgefässe in die Radien verlaufen. Jedes radiäre Blutgefäss hat seine Lage zwischen dem radiären Nervenstamm aussen und dem radiären Wassergefäss innen (Fig. 733, p. 1000). Es giebt Seitenäste an die Mundfühler, Ambulacralfüsschen und Papillen ab. Wohl überall ist die Wandung der Genitaldrüse reich vascularisirt, sei es in Form eines Lacunennetzes, sei es in Form eines mehr einheitlichen Spaltraums in ihrer bindegewebigen Wandung. Das Blutgefässsystem der Genitaldrüse kann sein Blut auf drei sich gegenseitig ausschliessende Arten beziehen: 1) Es bezieht sein Blut durch Vermittelung eines besonderen Genitalgefässes aus dem Blutgefässring; 2) es bezieht sein Blut durch Vermittelung eines besonderen Genitalgefässes aus dem dorsalen Darmgefässe; 3) es bezieht sein Blut direct aus letzterem, indem die Genitaldrüse direct an dasselbe anstösst.

Fast immer steht das ventrale Gefäss des vorderen Darmschenkels mit demjenigen des mittleren durch eine meist einfache, seltener vielfache Anastomose in Verbindung (Fig. 752, $_{10}$, 764, $_{27}$).

Vornehmlich bei den Aspidochiroten, dann aber auch bei manchen Dendrochiroten und Molpadiden löst sich das dorsale Gefäss auf eine grosse Strecke des Darmes (bei Holothuria tubulosa auf einem Theil des vorderen, dem ganzen mittleren und einem Theil des hinteren Darmschenkels) von diesem los und verläuft als Randgefäss des Wundernetzes frei durch die Leibeshöhle. Dabei bleibt es aber durch ein reiches Netz von Blutlacunen (das als Wundernetz bezeichnet wird) mit dem in der Wand des Darmes entwickelten Lacunennetz in Zusammenhang. Das „Wundernetz" bildet so eine in seinen Maschen vielfach durchbrochene Membran, die sich mit dem einen Rande an den Darm anheftet und in dem anderen das Randgefäss verlaufen lässt. Das Blut des Darmlacunensystems kann sich wieder in einem besonderen, dem Darm entlang verlaufenden Längsgefäss (Collateralgefäss, Lungenvene) sammeln, bevor es in das „Wundernetz" übertritt (Fig. 752).

In der vom vorderen und mittleren Darmschenkel gebildeten Schlinge ist das Wundernetz oft überaus reich entfaltet (siehe Fig. 752). Am übrigen Theil des Dünndarms lösen sich im Wundernetz die aus dem Randgefäss austretenden Gefässe zunächst in ein Büschel feinster Lacunen (Capillaren) auf; diese feinsten Lacunen sammeln sich dann selbst wieder zu Gefässen, welche in das Collateralgefäss eintreten. Man kann sich so ausdrücken, dass hier zwischen Collateral- und Randgefäss selbst wieder zahlreiche kleine Wundernetze, solche 2. Ordnung, entwickelt sind. Und die Wundernetze umspinnen die letzten Verästelungen der linken Wasserlunge. Ob sie im Dienste der Respiration stehen, ist fraglich, da sie nicht in der Wand der Wasserlunge selbst entwickelt sind, sondern derselben nur locker aufliegen.

Das dorsale Gefäss (so genannt, weil es am vorderen Darmschenkel dicht am dorsalen Mesenterium liegt) verläuft nicht in diesem Mesenterium, sondern etwas links davon. Am mittleren Darmschenkel kommt

es dann auf die rechte und am hinteren wieder auf die linke Seite des Mesenteriums zu liegen.

An einzelnen Stellen kann es im Verlauf der Gefässe zur Ausbildung von Blutdrüsen kommen. Der schwammige, alveoläre Bau der Gefässe nimmt dann zu, und in den bindegewebigen Strängen, Fäden, Membranen etc., die das Gefäss durchsetzen, findet man zahlreiche Zellen eingelagert: Bildungszellen von Blutkörperchen. An solchen Stellen erscheinen die Lumina des Gefässes (die einzelnen das Gefäss zusammensetzenden Lacunen) stark reducirt.

II. Echinoidea. Das Blutgefässsystem zeigt in seiner Anordnung eine weitgehende Uebereinstimmung mit dem der Holothurien. In der Bindegewebsschicht der Darmwand (mit Ausnahme einer grösseren oder kleineren Strecke am Enddarm) ist ein reiches Vacuolennetz entwickelt, aus dem sich das Blut in zwei Längsgefässen, einem äusseren oder dorsalen und einem inneren oder ventralen, sammelt. Diese Längsgefässe liegen nicht in, sondern an der Wand des Darmes, in seinen Mesenterien. Das ventrale oder innere Gefäss geht auf der Strecke, wo der Nebendarm entwickelt ist, auf diesen über. Beide Gefässe münden in einen den Schlund umgebenden Blutgefässring ein, der sich dem Wassergefässring dicht anschmiegt. Ueber die Lage dieser beiden Ringe und ihre Beziehungen zu einander ist schon pag. 1015 das Nöthige gesagt worden. Vom Blutgefässring gehen 5 radiale Blutgefässe in die Radien ab, wo sie in dem bindegewebigen Bande verlaufen, welches den radiären Pseudohämalkanal vom radiären Wassergefässstamm trennt (Fig. 734). Bei den mit einem Kaugerüst ausgestatteten Seeigeln steigen die Anfangsstücke dieser radiären Blutgefässe zunächst in der Axe der Laterne, an den dem Schlund zugekehrten Kanten der 5 Einzelpyramiden, aus denen sie besteht, zum Nervenring herunter (Fig. 739), bevor sie sich durch die Aurikel hindurch in der erwähnten Weise in die Radien fortsetzen. Sie sollen übrigens mit dem Ringgefäss nicht in offener Communication stehen, sondern durch ein Septum von ihm getrennt sein. Die radiären Blutgefässe geben in ihrem Verlaufe Seitenäste ab, welche an die Basis der Ambulacralfüsschen herantreten.

Ein Lacunennetz ist auch im Axialorgan dicht unter seiner Oberfläche entwickelt, es steht entweder direct mit dem den Schlund umgebenden Blutgefässring in Verbindung oder bezieht sein Blut aus dem dorsalen Darmgefäss. Das Vacuolennetz des Axensinus setzt sich auch in die Wand des apicalen Ringsinus der Leibeshöhle und von da auf die Wand der Geschlechtsdrüsen fort.

III. und IV. Ob bei den Asteroideen und Echinoideen ein Blutgefässsystem vorkommt, ist zweifelhaft. Jedenfalls fehlt das Blutgefässsystem in der Darmwand. Die bis jetzt als Blutgefässring und radiäre Blutgefässe betrachteten (zwischen den Nervensträngen und Pseudohämalgefässen verlaufenden) Gebilde scheinen in ihrer Structur ganz mit dem Axenorgan übereinzustimmen und sollen auch die directen Fortsetzungen desselben sein. Sie würden also unter einen anderen Gesichtspunkt fallen.

V. Crinoidea. Hier ist das Blutgefässsystem wohl entwickelt und zeigt in sehr ausgeprägter Weise in allen seinen Theilen den für die Echinodermen charakteristischen spongiösen Bau (d. h. es besteht aus Lacunennetzen oder Lacunengeflechten). Ein Lacunennetz überzieht das Axenorgan, ein anderes breitet sich in der Darmwand aus. Beide

stehen mit einem den Schlund umgebenden Lacunengeflecht in offener Communication, welches durch Einlagerung zahlreicher Blutbildungszellen in seine Maschen an einer Stelle zu einer Blutdrüse (schwammiges Organ) sich differenziren kann.

XI. Das Nervensystem

ist bei den Echinodermen in einer ganz besonderen Weise entwickelt, die allen übrigen Thieren fremd ist. Es setzt sich aus drei durchaus selbstständigen Systemen zusammen: 1) dem oberflächlichen oralen, 2) dem tiefen oralen und 3) dem apicalen Nervensystem.

1) Das oberflächliche orale Nervensystem entwickelt sich auf der oralen Seite des Körpers und ist immer ziemlich oberflächlich gelagert. Seine wichtigsten und constanten Hauptheile sind 1) ein den Schlund umgebender Ringnerv und 2) von diesem ausstrahlende Radiärnerven, deren Zahl der Zahl der Radien entspricht. Das Innervationsgebiet dieses Nervensystems ist die Haut, die Ambulacralanhänge und der Darmkanal. Es kommt bei allen Echinodermen ohne Ausnahme vor.

2) Das tiefliegende orale Nervensystem begleitet das oberflächliche orale an seiner inneren (dem Körperinnern zugekehrten) Seite. Bei den Ophiuroideen und Asteroideen ist es in jedem Radius paarig entwickelt, d. h. seine Stränge oder Ganglien liegen zu beiden Seiten der Radiärnerven des oralen oberflächlichen Systems. Bei den Echinoideen und Holothurioideen hingegen ist es in jedem Radius unpaar und besteht aus einem dem radiären Nerven des oralen oberflächlichen Systems an der Innenseite dicht anliegenden Strange oder einer Leiste. Bei den Ophiuroideen und Asteroideen scheint es auch in diesem System zur Ausbildung eines vollständigen oder unvollständigen, den Schlund umgebenden Ringes zu kommen, der jedoch den Echinoideen und Holothurioideen fehlt. Die Crinoiden und die kieferlosen Seeigel besitzen überhaupt kein tiefliegendes orales System.

Dieses System innervirt die in der Oralseite der Leibeswand verlaufenden Muskeln, bei den Holothurien vielleicht (?) den ganzen Hautmuskelschlauch, bei den Seeigeln wahrscheinlich nur die Muskeln des Kauapparates.

3) Das apicale Nervensystem ist bei den Crinoideen ausserordentlich stark entwickelt. Es besteht aus einer das gekammerte Organ einschliessenden nervösen Hülle als Centrum, von welchem 5 radiäre Nerven in die Axenkanäle des Armskeletes ausstrahlen und bis in die letzten Glieder der Pinnulae vordringen.

Das apicale Nervensystem setzt sich auch in den Stiel und die Cirren fort. Es bedient die gesammte, die Arme und Cirren bewegende Musculatur.

Bei den Seesternen besteht das apicale Nervensystem aus radiär angeordneten, sich im Centrum der Scheibe vereinigenden Nervenzügen, für jeden Arm ein Nervenzug. Die Nervenzüge verlaufen in der Mittellinie der Arme dicht über der Leibeshöhle und innerviren die dorsalen Armmuskeln.

Bei den Ophiuroideen und Echinoideen verläuft in der Wand des aboralen Ringsinus in seinem ganzen Verlaufe ein zarter Nervenstrang, der genitale Nervenring.

Die Holothurien besitzen kein aborales Nervensystem.

A. Das oberflächliche orale Nervensystem

war vor nicht sehr langer Zeit das allein bekannte Nervensystem der Echinodermen.

Bei den Asteroideen und Crinoideen hält es zeitlebens eine epitheliale Lage inne, bei allen übrigen Echinodermen aber sinkt es in die Tiefe, wird subepithelial, mit Ausnahme von zwei Stellen, nämlich erstens an den Enden der Radien (an den terminalen Fühlern) und zweitens am Darme. Hier bleibt es zeitlebens epithelial.

Die Verlagerung des oberflächlichen oralen Systems unter das Körperepithel ging bei den Echinodermen mit der Bildung der Epineuralkanäle Hand in Hand.

I. Asteroidea (Fig. 735, p. 1002).

Die Radiärnerven bilden eine verdickte Längsleiste des Epithels im Grunde der Ambulacralfurchen, und der Ringnerv bildet eine verdickte Leiste um den Mund herum. In diesen Nervenleisten repräsentiren die (bewimperten) Epithelzellen die Nervenzellen. Sie setzen sich an der Basis in Nervenfasern fort, welche in der Längsrichtung der Nervenleisten (des Radiärnerven) verlaufen und zusammen ihre tiefere Lage bilden. Von den Radiärnerven aus breitet sich ein dichter Plexus von Nervenfasern in der Tiefe des äusseren Körperepithels über den ganzen Körper aus und verdichtet sich hauptsächlich in den Ambulacralfüsschen. In ähnlicher Weise findet sich am ganzen Darm und seinen Anhängen in der Tiefe des Darmepithels eine Schicht von Nervenfasern, die oralwärts an Mächtigkeit zunimmt, bis sie in den Ringnerven einmündet.

II. Crinoidea (Fig. 737, p. 1004).

Was eben vom Nervensystem der Asteroideen gesagt wurde, gilt auch für die Crinoideen, man braucht sich bloss daran zu erinnern, dass den Ambulacralfüsschen der Seesterne die Nahrungsfurchen der Arme und der Kelchdecke der Seelilien entsprechen. Mit den Armen verästeln sich ihre Nahrungsfurchen und mit diesen die radiären Nervenleisten des oberflächlichen oralen Systems. — Ein Unterschied von den Seesternen beruht nur darin, dass der epitheliale Nervenfaserplexus sich auf die orale Seite des Kelches und der Arme beschränkt, da ein Epithel auf der Apicalkapsel des Kelches, auf den Seiten und dem Rücken der Arme, sowie auf dem Stiele und den Cirren beim erwachsenen Thier nicht zu unterscheiden ist.

III. Ophiuroidea (Fig. 753).

Da hier das oberflächliche orale Nervensystem eine subepitheliale Lage eingenommen hat, tritt es uns in Form deutlich gesonderter Nervenstränge und davon ausgehender Nerven entgegen. Der centrale Theil besteht aus dem den Schlund ringförmig umgebenden Nervenstrang der Scheibe und den 5 radiären Nervensträngen der Arme. Diese letzteren verlaufen auf der Innenseite der Reihe der Bauchschilder, zwischen diesen und den Wirbeln. Der Ringnerv zeigt in seinem ganzen Verlauf an seiner dem Schlunde zugekehrten, jeder Radiärnerv an seiner den Bauchschildern zugekehrten Seite einen Belag von Nervenzellen. Die Segmentirung der Arme tritt auch in ausgesprochener Weise in den

die Arme durchziehenden radiären Nervensträngen zu Tage. Sie zeigen nämlich in regelmässigen, segmentalen Abständen, ungefähr in der Höhe der aufeinander folgenden Tentakelpaare, deutliche Anschwellungen, aus denen die meisten Nerven heraustreten. (So erlangen die Radialnerven das Aussehen der Bauchganglienkette mancher Annulaten und Arthropoden.)

Das tiefe orale Nervensystem legt sich in seinem centralen Theile so innig an den centralen Theil des oberflächlichen an, dass beide nur bei genauerer mikroskopischer Untersuchung (am leichtesten auf Querschnitten) auseinanderzuhalten sind. Wir wollen aber bei unserer Darstellung beide Systeme scharf gesondert behandeln.

Nerven des Schlundringes. Aus dem Schlundring entspringt eine grössere Anzahl von Nerven, die sich in der Bindegewebsschicht der Darmwand verästeln. Ferner giebt der Schlundring an den Stellen, wo sich die radiären Nervenstränge mit ihm verbinden, je zwei Nerven ab, die an die Basis des ersten Mundfüsschenpaares herantreten, hier ein die Basis des Füsschens fast vollständig umschliessendes Ringganglion bilden und dann einen bis an die Spitze des Füsschens verlaufenden Zweig entsenden.

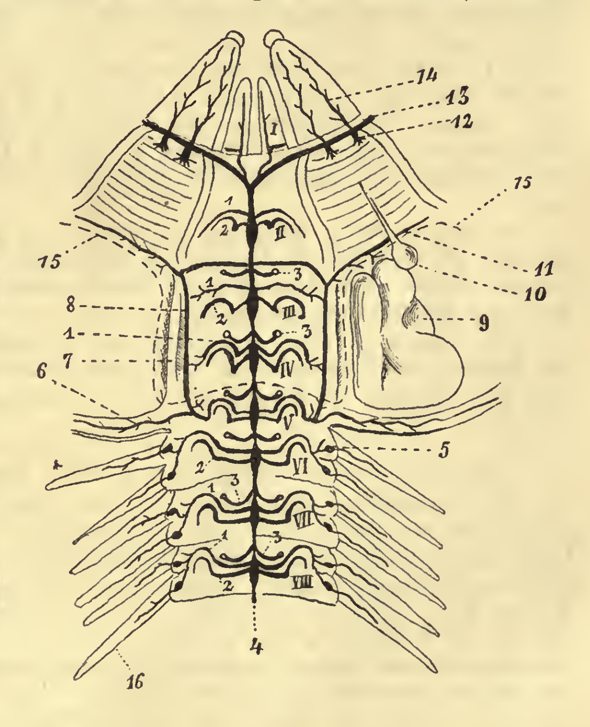


Fig. 753. **Nervensystem eines Ophiuroideen (Ophiothrix fragilis)**, nach CUÉNOT. Ein Theil der Scheibe und die Basis eines Armes. 1 Peripherer Armnerv, 2 Tentakelnerv, 3 Nerv zu den Zwischenwirbelmuskeln, 4 radiärer Nervenstrang, 5 Ganglien an der Basis der Stacheln, 6 Randnerv (peripherer Nerv) der Scheibe, 7 Bursalspalte, 8 Nervus lateralis, 9 Gonaden, in die Bursae vorquellend, 10 POLI'sche Blase, 11 interradialer Nerv, 12 Nerv des Musculus interradialis aboralis (SIMROTH), 13 Nervenring, 14 Zahnnerven, *I* erster Mundtentakel, *II* zweiter Mundtentakel, *III—VIII* Tentakel der Arme.

Nerven der radiären Nervenstränge. In regelmässigen Abständen entspringen aus diesen Strängen und zwar sowohl in dem freien als in dem in die Scheibe eingeschlossenen Bezirk der Arme je zwei Paar Nerven, ein Paar Tentakelnerven und ein Paar periphere Nerven.

Der Tentakelnerv tritt nach kurzem Verlauf an die Basis des betreffenden Tentakels und bildet hier ein diese Basis halfterförmig umgreifendes Ganglion, das Tentakelganglion. In seinem Verlaufe enthält auch der Tentakelnerv Nervenzellen, die dann in grosser Zahl im Ten-

takelganglion vorkommen. Wie der radiäre Nervenstrang von einem Epineuralkanal begleitet ist, so auch der Tentakelnerv und das Tentakelganglion. Aus dem basalen Tentakelganglion steigt der Tentakelnerv, immer in subepithelialer Lage, bis in die Tentakelspitze empor.

Der periphere Nerv schmiegt sich zunächst, und zwar bis zur Tentakelbasis, dem Tentakelnerven der betreffenden Seite dicht an, zieht dann weiter seitwärts, dringt in die Seitenwand der Arme ein, deren Skeletmasse er durchsetzt, und löst sich in Aeste auf, welche die ventralen, seitlichen und dorsalen Hautbezirke der betreffenden Armhälfte innerviren.

Bei denjenigen Ophiuroideen, welche (und das ist bei der Mehrzahl der Formen der Fall) zu Seiten der Arme mit Stacheln bewaffnet sind, kommt es an der Basis dieser Stacheln zur Bildung von peripheren Ganglien.

Im Scheibentheil der Arme complicirt sich das Nervensystem einigermaassen. Zweige der peripheren Nerven steigen an der dem Arme zugekehrten Seite der Bursae, d. h. an der radialen Seite der pag. 949 beschriebenen Bursalspange apicalwärts in die Höhe, um hier in einen dieser Spange entlang verlaufenden Lateralnerven einzumünden. Distalwärts setzt sich der Lateralnerv in einen dem Rande der Scheibe entlang verlaufenden aboralen Scheibenrandnerven fort, dessen Verzweigungen die Peripherie der Scheibe innerviren. Proximalwärts geht der Lateralnerv in einen interradiären Nerven über, welcher der Aussenseite des Musculus interradialis entlang verläuft.

In einigen Fällen folgt auf das erste Paar Tentakel- und das dazu gehörige Paar peripherer Nerven ein Nervenpaar, das gegen die Bursalspalten verläuft, sich dann aber mit dem Lateralnerven verbindet (Ophiothrix, Ophiocoma, Ophioglypha).

Bei Ophioglypha tritt zwischen den regelmässig wiederkehrenden Paaren von Tentakel- und peripheren Nerven je ein zartes Nervenpaar aus, welches das Integument der Ventralseite (Oralseite) der Arme innervirt.

IV. Echinoidea (Fig. 734, p. 1001, Fig. 739, p. 1010).

Der Schlundring bleibt auch bei den mit einem Kiefergerüst ausgestatteten Seeigeln in der Nähe des Mundes, an der Innenseite der Laterne des Aristoteles, in einem beträchtlichen Abstande vom Wassergefäss- und Blutgefässring, welche durch die Laterne gewissermaassen in die Höhe gehoben erscheinen. Vom Schlundring gehen, wie es scheint mit Vorliebe in den Radien, Nerven zum Schlunde ab, die sich allmählich in ein Geflecht auflösen, das sich auch noch in der Wandung der ersten Darmschlinge nachweisen lässt. Von den radiären Nervensträngen gehen, ganz ähnlich wie bei den Ophiuroideen, in, den Ambulacralfüsschen entsprechenden, Abständen Füsschennerven und periphere Nerven ab. Bei den regulären Seeigeln und den Clypeastroiden treten die Füsschennerven und peripheren Nerven simultan, bei den Spatangoiden hingegen nach einander aus. Entsprechend der alternirenden Anordnung der Platten der beiden Ambulacralplattenreihen eines Ambulacrums, und entsprechend der alternirenden Anordnung der Ambulacralfüsschen selbst zu beiden Seiten des radiären Wassergefässstammes sind auch die Austrittsstellen der Füsschennerven (und der peripheren Nerven) aus dem radiären Nervenstrang alter-

nirend angeordnet. Füsschennerv und peripherer Nerv schlüpfen mit dem Füsschenkanal des Wassergefässsystems durch den Ambulacralporus hinaus an die Oberfläche der Schale. Der Füsschennerv setzt sich hierbei in epithelialer Lage bis an die Spitze des Füsschens fort, ohne ein Ganglion zu bilden. Der periphere Nerv aber mündet ein in eine den ganzen Köper und seine Anhänge überziehende Hautnervenschicht.

Während bei den regulären Seeigeln (Cidaroida, Diadematoida) und den Clypeastroida das Nervennetz resp. die Nervenfaserschicht am Darm wie in der äusseren Haut in der Tiefe des Epithels selbst liegt, hat sie bei den Spatangoida eine subepitheliale Lage.

V. Holothurioidea.

Das oberflächliche orale Nervensystem hat eine subepitheliale Lage und stimmt ganz mit demjenigen der Echinoideen überein. Von dem den Mund umgebenden Nervenring gehen die Nerven zu den Mundtentakeln und zum Darmkanal ab. Letztere innerviren auch die Mundhaut und verästeln sich in reichem Maasse in der Bindegewebsschicht des Darmes, besonders in seinem vorderen Theile. Die radiären Nervenstränge geben Seitenäste zu den Füsschen oder Ambulacralpapillen und „periphere Nerven" zur Haut ab. Die letzteren lösen sich in ein subepitheliales Fasernetz auf.

Bei den Synaptiden giebt jeder radiäre Nervenstrang bald nach seinem Austritt aus dem Schlundring ein Paar Nerven an die Gehörbläschen ab.

B. Das tiefliegende orale System.

I. Asteroidea (Fig. 735, p. 1002).

Der Innenseite jeder radiären Nervenleiste — sie ist hier epithelial — schmiegt sich jederseits ein (subepithelialer) Längsstreifen von Nervenzellen und Nervenfasern an. Ein ebensolcher Streifen begleitet den Schlundring, wenigstens in seinen interradialen Bezirken. Aus den rädiären Streifen des tiefliegenden Systems treten in regelmässigen, den Ambulacralfüsschen entsprechenden Abständen seitliche Nervenbänder aus, welche, an der Aussenseite der radiären Pseudohämalkanäle emporsteigend, sich rasch in Fasern auflösen, die wahrscheinlich die Muskeln des Ambulacralskeletes innerviren. Interradial aus dem tiefliegenden Nervenring austretende Nerven dienen wahrscheinlich zur Innervation des interradialen Muskels des Mundskeletes.

II. Ophiuroidea (Fig. 736, p. 1003).

Auch hier liegen der Innenseite der radiären Nervenstränge zwei seitliche, aus Nervenzellen und longitudinalen Nervenfasern bestehende Nervenstreifen dicht an. Beide Theile, d. h. also der radiäre Nervenstrang des oberflächlichen und die radiären Nervenstreifen des tiefliegenden Systems, sind nur durch eine dünne, structurlose Grenzmembran gesondert. In ähnlicher Weise ist der oberflächliche Ringnerv von einem Streifen des tiefliegenden Systems begleitet.

Die radiären Streifen verdicken sich in regelmässigen Abständen zugleich mit den radiären Nervensträngen des oberflächlichen Systems. Zwischen den aufeinander folgenden Anschwellungen dieser letzteren aber werden sie ausserordentlich dünn. Der tiefliegende Nervenring ist in seinen interradialen Bezirken viel dicker als in den radialen.

Aus dem tiefliegenden Nervenring treten in jedem Interradius zwei Nerven aus, welche, sich in verschiedene Aeste spaltend, die interradialen Muskeln des Mundskeletes innerviren.

Was die radiären Nervenstreifen des tiefliegenden Systems betrifft, so sehen wir aus denselben, mit den Tentakel- und peripheren Nerven regelmässig alternirend, Nerven austreten, welche, indem sie zunächst den Hohlraum des Pseudohämalkanales durchsetzen, apicalwärts in die Höhe steigen, in die Wirbel eintreten, sich in denselben verästeln und die Zwischenwirbelmuskeln innerviren. Der Wirbelnerv der einen Seite innervirt immer den dorsalen und ventralen Zwischenwirbelmuskel der betreffenden Armseite, welche als Antagonisten der gleichnamigen Muskeln der gegenüberliegenden Seite wirken.

III. Echinoidea.

Nur die mit einem Kauapparat ausgestatteten Seeigel haben ein tiefliegendes Nervensystem, was wohl damit zusammenhängt, dass dieses System höchst wahrscheinlich die Kaumusculatur innervirt. Es besteht aus 5 aus Nervenzellen und Nervenfasern bestehenden Lamellen, welche den radiären Bezirken des oberflächlichen Schlundringes und den Abgangsstellen der Radiärnerven innen dicht anliegen. Jede Lamelle giebt ein Paar grosser Nerven ab. Diese Nerven steigen den Rändern der 5 Kiefer entlang in die Höhe, verästeln sich dann und innerviren, wie schon gesagt, höchst wahrscheinlich die Kiefermuskeln.

IV. Holothurioidea (Fig. 733, p. 1000).

Das tiefliegende Nervensystem ist nur an den radiären Nervensträngen entwickelt, die es an ihrer Innenseite in Form eines einheitlichen, aus Nervenzellen und longitudinalen Nervenfasern bestehenden dünnen Bandes überzieht. Die von diesen radiären Bändern abgehenden Nerven scheinen vorzugsweise zur Innervation des Hautmuskelschlauches zu dienen.

C. Das apicale oder aborale Nervensystem.

Für das apicale Nervensystem der Asteroideen, Echinoideen und Ophiuroideen möge das am Kopfe dieses Abschnittes Gesagte genügen. Ueber das apicale Nervensystem der Crinoiden hingegen müssen noch einige weitere Bemerkungen gemacht werden.

Der im Centrodorsale gelegene gekammerte Sinus wird von einer becherförmigen Hülle umgeben, die aus Ganglienzellen und Nervenfasern besteht. Letztere sind im Allgemeinen concentrisch um den Sinus angeordnet. Die nervöse Hülle des gekammerten Sinus setzt sich auch auf dessen Verlängerung, den Stielkanal, und auf die Cirrenkanäle fort. Alle diese Kanäle sind in der That von einer Nervenscheide umgeben, deren Fasern longitudinal verlaufen. Die ansehnlichen, von der Nervenhülle des gekammerten Sinus in die Radien verlaufenden (in den Nervenkanälen enthaltenen), apicalen Nervenstränge bestehen aus Nervenfasern und Ganglienzellen. Indem sie sich in den aufeinander folgenden Armgliedern etwas verdicken und indem sie in regelmässigen, diesen Armgliedern entsprechenden Abständen Nerven austreten lassen, weisen sie selbst eine Art Metamerie auf. Die apicalen Nervenstränge theilen sich mit den Armen, in deren Nervenkanälen sie enthalten sind, und verlaufen bis ans Ende der Pinnulae.

Im Umkreise des gekammerten Sinus kommt es zu Commissuren-

verbindungen zwischen den aus der Nervenhülle des Sinus austretenden Nervensträngen. Der Verlauf dieser Commissuren wird erläutert durch das Schema des Verlaufes der Nervenkanäle, in denen sie enthalten sind. Vergl. S. 965 u. ff. (Fig. 708—711).

Bei Antedon und anderen Formen kommt es im 2. Costale, wo die primären 5 Nervenstränge in die 10 secundären Armnerven sich gabeln, zur Bildung eines eigenthümlichen Chiasma nervorum brachialium (vergl. Fig. 708, 710). Die beiden sich kreuzenden das Chiasma bildenden Nervenzweige laufen über einander hinweg, ohne dass sich ihre Fasern vermischen. Ausserdem sind die beiden Armnerven eines Paares unmittelbar ausserhalb des Chiasmas noch durch eine Quercommissur verbunden.

In jedem Armglied giebt der apicale Armnerv ein oberes (orales) und ein unteres (apicales) Nervenpaar ab. Diese Nerven scheinen vorwiegend sensibler Natur zu sein. Sie verästeln sich reichlich in der Kalksubstanz der Glieder. Die immer feiner werdenden, an die Oberfläche des Armes ausstrahlenden Aeste (Fig. 737, p. 1004) treten schliesslich an besondere Gruppen von Epithelzellen heran, die wohl als Sinneszellen aufzufassen sind. Doch soll ein Hauptast des oralen (oberen) Nervenpaares zu der benachbarten, zwei Armglieder mit einander verbindenden Musculatur hinziehen.

Ausser den beiden hier erwähnten, aus den apicalen Nervensträngen austretenden Nervenpaaren sollen auch noch Nerven auf der Höhe der Gelenke zwischen den aufeinander folgenden Armgliedern austreten und ganz speciell zur Innervation der Armmusculatur dienen.

Die von den Armsträngen alternirend in die Pinnulae abgehenden apicalen Pinnulanerven entspringen aus den ersteren mit doppelter Wurzel.

Nach den vorliegenden Beobachtungen ist das apicale Nervensystem der Crinoiden eine Bildung des Cölomendothels. Es zeigt noch beim erwachsenen Thiere in seinem den gekammerten Sinus, die Stiel- und die Cirruskanäle umhüllenden Theil innige Beziehungen zu seiner Bildungsstätte. Das apicale Nervensystem der Asteroiden behält zeitlebens seine endotheliale Lage bei.

D. Das dritte Nervensystem der Crinoiden.

Abgesehen von dem oberflächlichen oralen und dem apicalen Nervensystem besitzen die Crinoiden noch ein weiteres Nervensystem. Es ist auf der Oralseite der Scheibe und der Arme entwickelt und hat eine subepitheliale Lage. Es besteht aus folgenden Haupttheilen: 1) einem den Schlund in unmittelbarer Nähe des Mundes umgebenden Nervenring und 2) fünf Paar Armnerven. Die beiden Nerven eines Armnervenpaares verlaufen in der Längsrichtung des Armes zu beiden Seiten des radiären Wassergefässkanales (Fig. 737, $_4$, p. 1004). Sie finden sich auch in den Armzweigen erster, zweiter etc. Ordnung. Wie sie sich an den Theilungsstellen der Arme verhalten, ist noch nicht ermittelt.

Aus dem Schlundring entspringen (abgesehen von den 5 Paar Seitennerven der Arme) in jedem Interradius 2 Nerven, die, sich vielfach verzweigend, in die die Leibeshöhle durchsetzenden Bänder und Mesenterien verlaufen und auch Aeste an die Kelchdecke abgeben.

Seitenzweige der paarigen Armnerven versorgen die Musculatur des im Arme verlaufenden Wassergefässkanales und der Tentakelkanäle; sie

steigen auch in den Tentakeln in die Höhe, um die auf denselben befindlichen Sinnespapillen zu innerviren.

Das hier beschriebene dritte Nervensystem der Crinoiden steht mit dem apicalen Nervensystem durch Verbindungszweige in folgender Weise in Zusammenhang:

1) Die Seitennerven der Arme entsenden alternirend, bald der rechte, bald der linke, einen Ast gegen die Apicalseite des Armes. Dieser Ast verbindet sich mit einem Ast des im Innern des Armgliedes oralwärts aus dem apicalen Nervenstrang austretenden Nervenpaares.

2) Gewisse Seitenzweige der interradial aus dem Schlundring austretenden Nervenpaare scheinen an der Körperwand apicalwärts zu verlaufen und sich mit Seitenzweigen der aus der nervösen Hülle des gekammerten Sinus austretenden apicalen Nervenstränge zu verbinden.

Wenn die neueren Forscher der Ansicht zuneigen, dass dieses dritte Nervensystem der Crinoiden bei den übrigen Echinodermen nicht repräsentirt sei, so darf doch hier die Frage aufgeworfen werden, ob es nicht einem tiefliegenden oralen Nervensystem entspricht. Stellen wir uns das tiefliegende orale Nervensystem eines Ophiuroiden oder Asteroiden vom oberflächlichen losgelöst und weiter in die Tiefe gerückt vor, so wäre die Uebereinstimmung mit dem dritten Nervensystem der Crinoiden eine beträchtliche. Daraus, dass man bis jetzt bei den übrigen Echinodermen noch keinen geweblichen Zusammenhang zwischen dem tiefliegenden oralen und dem apicalen Nervensystem nachgewiesen hat, darf man — bei der Schwierigkeit der Untersuchung — noch nicht schliessen, dass in Wirklichkeit keiner existirt. Man hat Mühe, zu glauben, dass im Echinodermenkörper drei vollständig von einander unabhängige Nervensysteme existiren sollen.

XII. Die Sinnesorgane.

Verglichen mit der grossen Complication der übrigen Organisation stehen die Sinnesorgane der Echinodermen auf einer sehr niedrigen Stufe der Differenzirung. Wir haben es meistens nur mit indifferenten Organen des Hautsinnes zu thun. Zur Ausbildung specifischer Sinnesorgane kommt es nur selten: die Mundfühler werden als Geruchs- und Geschmacksorgane aufgefasst, die rothen Flecke am Ende der Seesternarme (auf den Endfühlern) und ebenso die glänzenden Flecken auf der Haut der Diademen und Verwandten als Augen, die Sphäridien der Seeigel und die Baurschen Bläschen (Otolithenbläschen) der Synaptiden und Elasipoden als Gehör- oder Orientirungsorgane.

A. Die Ambulacralanhänge im Dienste der Sinneswahrnehmung.

I. Die Endfühler.

Wir sind durchaus berechtigt, anzunehmen, dass ursprünglich bei allen Echinodermen die Radiärkanäle des Wassergefässsystems distalwärts in einem frei nach aussen vorragenden Tentakel oder Fühler endigten, welcher, mit einem stark entwickelten Sinnesepithel ausgekleidet, im Dienste von Sinneswahrnehmungen stand.

Solche terminale Fühler sind bei allen Asteroideen und Ophiuroideen wohl entwickelt und finden sich hier am Ende der Arme, wo, wie wir gesehen haben, der radiäre Wassergefässstamm endigt. Sie werden gestützt durch die Terminalplatte des Skeletes und umstellt von Stachelchen, welche auf den leisesten auf den Endfühler einwirkenden Reiz hin über ihm schützend zusammenneigen.

Es ist schon lange bekannt, dass der Endfühler der Seesterne einen Pigmentfleck trägt, welcher für ein Auge gehalten worden ist.

Bei den Echinoideen ist der terminale Fühler schon etwas reducirt. Die 5 Fühler finden sich auf den 5 Ocellarplatten des Apicalsystems, und der Porus, welcher jede Ocellarplatte durchbohrt, ist eben die Oeffnung für das letzte in den Fühler eintretende Ende des radiären Wassergefässstammes.

Noch mehr reducirt sind die 5 terminalen Fühler bei den Holothurien, wo sie im Umkreise des Afters liegen.

Die Crinoiden haben im erwachsenen Zustande keine terminalen Fühler. Die Radiärkanäle enden blind, noch ehe sie das letzte Ende der Arme und Pinnulae erreicht haben.

Wir können die terminalen Fühler allen anderen Ambulacralanhängen (Ambulacralfüsschen, Ambulacraltentakel, Papillen) als die primären Anhänge gegenüberstellen. Sie liegen auf den jüngsten Stadien, wo die radiären Wassergefässstämme eben erst als Ausstülpungen der Hydrocoelblase aufgetreten sind, in unmittelbarer Nähe des Mundes. Sie kommen an die Stellen, wo sie sich beim erwachsenen Thiere finden, dadurch zu liegen, dass die Radialkanäle in der Richtung der



Fig. 754. Wassergefässsystem eines ganz jungen Seesterns. 1 Endfühler, 2 Augenfleck an seiner Basis, 3 Ambulacralfüsschen, 4 Radialkanal des Wassergefässsystems, 5 Ringkanal, 6 Mund.

Radien auswachsen und dabei abwechselnd nach rechts und links Ausstülpungen bilden, welche die Haut nach aussen vor sich hertreibend, die Ambulacralfüsschen oder Tentakel bilden. Diese Füsschen sind also um so jünger, je näher sie dem Endfühler, und je weiter sie vom Ringkanal entfernt sind.

Der Endfühler ist der älteste Ambulacralanhang und, das letzte Ende des Radialkanals in sich aufnehmend, der einzige unpaare Ambulacralanhang eines Radius.

Specielles. 1) Asteroidea. Der auf der Terminalplatte ruhende Endfühler ist von einem sehr hohen Sinnesepithel überzogen, welches aus langen und dünnen Sinneszellen besteht. Es trägt lange Wimperhaare und enthält in der Tiefe eine dicke Nervenfaserschicht, welche das letzte Ende des radiären Nervenstreifens des Armes darstellt. An seiner Basis und zwar an der dem Munde zugekehrten Seite trägt er den lebhaft orangerothen Augenfleck.

2) Ophiuroidea. Der Endfühler wird von der Terminalplatte wie von einem Ring umgeben. Ein Auge fehlt. Der subepitheliale Radiärnerv tritt in den Endfühler ein und endigt hier epithelial. (Es erinnert dies an analoge Verhältnisse bei Anneliden, wo das Bauchmark am fortwachsenden Schwanzende auch dann epithelial bleibt, wo es im übrigen Bezirke des Körpers subepithelial geworden ist.) Bei den Euryalae mit ihren vielverzweigten Armen hat man keine Endfühler aufgefunden.

3) Echinoidea. Der Endfühler ist beim erwachsenen Thier gewöhnlich nur auf eine sich über dem Porus in der Radialplatte erhebende, niedrige Papille reducirt. Nur bei Echinocyamus pusillus (Fig. 755) ragt diese Papille etwas weiter vor. Der Radialkanal durchsetzt den Porus und endigt blind unter dem Epithel der Papille. Auch der radiäre Nervenstrang, und mit ihm der Epineuralkanal, durchsetzt den Porus. An der Papille angekommen, treten seine bis jetzt subepithelialen Fasern in das Epithel der Papille ein und hört der Epineuralsinus auf. Der Pseudohämalkanal hingegen begleitet den Radialkanal und den radiären Nervenstrang nur bis zur Stelle, wo diese in den Porus eintreten.

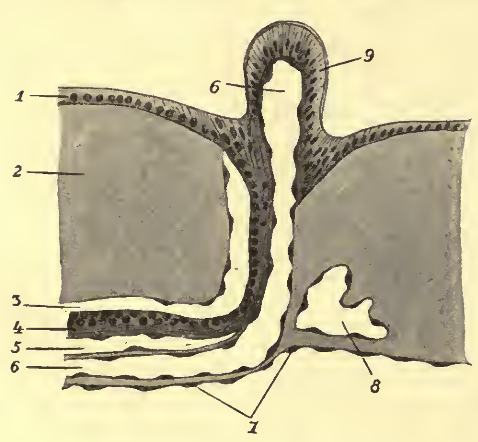


Fig. 755. Schnitt durch den Endtentakel von Echinocyamus pusillus, nach Cuénot. 1 Körperepithel, 2 Schale, 3 Epineuralkanal, 4 radiärer Nervenstrang, 5 Pseudohämalkanal, 6 Radialkanal des Wassergefässsystems, 7 Endothel der Leibeshöhle, 8 genitaler Ringsinus, 9 Endtentakel.

In einigen seltenen Fällen sind die Radialia von 2 Poren zum Durchtritt von 2 Endfühlern durchbohrt (Arbaciidae, gewisse Palaeechinoidea: Melonites multipora, Palaeechinus elegans).

4) Holothurioidea. Bei Cucumaria cucumis und C. Lacazii endigen die Radialkanäle im Umkreise des Afters ganz ähnlich wie bei den Echinoideen, nur ist auch die letzte äusserlich sichtbare

Spur der Endtentakel verschwunden. Der Radialkanal durchsetzt die Leibeswand, begleitet vom radiären Nervenstamm und vom Epineuralkanal, um dicht unter der Oberfläche blind zu endigen. Der Radiärnerv vereinigt sich mit jenen das Epithel repräsentirenden Nestern von Zellen, die unter dem Abschnitt „Integument" besprochen wurden. Der Pseudohämalkanal hört an der Stelle auf, wo der Radialkanal in die Leibeswand eindringt.

Bei anderen Holothurien (z. B. Holothuria impatiens) wurde auch der letzte (intrategumentäre) Rest der Endfühler vermisst. Die Synaptiden besitzen keine Endfühler, da sie der Radialkanäle völlig entbehren. Aber die letzten Enden der radiären Nervenstämme durchsetzen das Integument, und hierin dürfen wir vielleicht noch eine letzte Reminiscenz der Endfühler erblicken.

II. Die Ambulacralfüsschen und -tentakel.

Die directe Beobachtung am lebenden Thier zeigt, dass alle Ambulacralanhänge gegen äussere Reize, in Sonderheit gegen mechanische oder Contactreize, sehr empfindlich sind. Reizt man ein ausgestrecktes Ambulacralfüsschen eines Seeigels, so contrahirt es sich, und die umgebenden Stacheln neigen schützend über ihm zusammen. Aehnliches gilt für alle Ambulacralanhänge aller Echinodermen. Damit stimmt die reiche Innervation dieser Anhänge, in denen wir unbeschadet ihrer sonstigen Function Tastorgane zu erblicken haben. Als Tastfühler imponiren sie in besonders hohem Grade da, wo sie, wie dies bei den langen und dünnen, einer Haftscheibe entbehrenden Ambulacralfüsschen am Ende der Seesternarme oder bei den Ambulacralfüsschen an der Vorderseite des Spatangoideenkörpers der Fall ist, wie Schneckenfühler tastend nach verschiedenen Richtungen ausgestreckt werden.

Ob allen oder einzelnen Ambulacralanhängen der Echinodermen noch andere specielle Sinnesfunctionen zukommen, steht dahin. Man hat die Vermuthung ausgesprochen, dass die Mundtentakel Sitz eines Geschmacksinnes seien, aber nur bei den Synaptiden sind an der (dem Munde zugekehrten) Innenseite der Mundfühler specifische Sinnesorgane (sogenannte Sinnesknospen) nachgewiesen worden.

Man hat fernerhin vermuthet, dass das bei manchen Echinodermen (z. B. den Seesternen) sehr stark entwickelte Geruchsvermögen auf die Ambulacralanhänge, bei den Seesternen ganz besonders auf die oben erwähnten Tentakel am Ende der Arme localisirt sei.

Die entscheidenden Experimente sind jedoch noch abzuwarten.

Was die Innervation der Ambulacralanhänge anbetrifft, so sind die Füsschen- oder Tentakelnerven immer Seitenzweige der radiären Nervenstämme des oberflächlichen Systems und zwar solche Seitenzweige, welche von Ganglienzellen begleitet sind. An der Basis des Füsschens oder des Tentakels angekommen, bekommt der Füsschen- oder Tentakelnerv bei den Echinoideen eine epitheliale Lage, während er bei den Ophiuroideen und Holothurioideen auch im Innern des Füsschens oder Tentakels in subepithelialer Lage verläuft. Dass er bei den Crinoiden und Asteroideen wie das oberflächliche orale Nervensystem, zu dem er gehört, epithelial ist, erscheint selbstverständlich.

In den Ambulacralanhängen selbst verhalten sich die Nerven verschieden.

Bei den Asteroideen und Crinoideen kann man von einem localisirten, gesonderten Tentakel- oder Füsschennerven überhaupt nicht

sprechen. Hier ist in der Tiefe des gesammten Füsschenepithels eine Nervenfaserschicht entwickelt. Bei den Ophiuroideen, Holothurioideen und Echinoideen hingegen verläuft der Füsschennerv auch im Füsschen als gesonderter Nerv (bei den beiden zuerst genannten Gruppen in subepithelialer, bei der zuletzt genannten in epithelialer Lage), und man kann seine Verzweigungen deutlich verfolgen.

An der Basis der Tentakel der Ophiuroideen angekommen, bildet der Tentakelnerv ein diese Basis halbmond- oder halbringförmig umfassendes, ansehnliches Ganglion, aus dem er wieder austretend im Füsschen in die Höhe steigt.

Um die Endscheibe der Echinoideen- und Asteroideenfüsschen herum verdickt sich das (epitheliale) Nervengewebe zu einem Nervenring, von welchem die (in ihrer Gesammtheit radiär angeordneten) Nervenfasern nach innen an das Epithel dieser Endscheibe verlaufen.

Die Art der letzten Endigung der Nervenfasern im Epithel der Ambulacralanhänge ist noch strittig. Nach der einen Ansicht stünden die Nervenfasern mit fadenförmigen Sinneszellen in Verbindung, die durch Maceration zur Demonstration gelangten. Nach einer anderen Ansicht wären keine solchen Sinneszellen vorhanden, und es würden nur Contactbeziehungen zwischen Nervenfasern und Epithelzellen bestehen.

Specielles. Besondere Endapparate des sensiblen Nervensystems an den Ambulacralanhängen sind nur in wenigen Fällen beobachtet worden. Hierher gehören:

a) die oben angeführten Sinnesknospen an den Mundtentakeln der Synaptiden. Sie sind in zwei Längsreihen an jedem Tentakel (an dessen Innenseite) angeordnet. Es handelt sich um conische oder papillenförmige Vorsprünge der Tentakelwand, die an ihrer Spitze grubenförmig eingestülpt sind. An den Boden der Grube, der aus kräftig bewimperten Sinneszellen besteht, tritt aus der Tiefe der Cutis ein Nerv heran. Es wurde schon hervorgehoben, dass man in diesen Sinnesknospen Geruchs- oder Geschmacksorgane vermuthet.

b) Die Tentakel der Crinoiden tragen in zerstreuter Anordnung deutlich vorspringende, schmale und schlanke Sinnespapillen. Eine jede solche Papille besteht aus den feinen Fortsätzen eines Kranzes von Sinneszellen, der seine Basis bildet. Sie ist von einer glänzenden Axenfaser (Muskelfaser?) durchsetzt und trägt am frei vorragenden Ende drei zarte und dünne, unbewegliche Sinneshaare.

c) Aehnliche Sinnespapillen finden sich auf den Tentakeln der Ophiuroidenform Ophiactis virens.

d) Bei den Arten der Ophiuroidengattung Ophiothrix sind die Tentakel bedeckt mit in ringförmigen Reihen angeordueten conischen Sinnespapillen. Jede Papille scheint aus einem Bündel langgestreckter Sinneszellen zu bestehen und trägt frei vorragende Sinnesborsten (Fig. 756).

e) Auch an den verschiedenen Sinnesfüsschen der Echinoideen sind Sinnespapillen, Sinneshaare etc. beobachtet worden.

Ueber den Polymorphismus der Ambulacralanhänge vergl. den Abschnitt über das Wassergefässsystem.

B. Nervenendigungen in der Haut.

In der Tiefe des Körperepithels der Echinoideen und Asteroideen ist ein dichter Nervenfaserplexus entwickelt. Die Nerven-

schicht ist an den Stellen grösserer Empfindlichkeit gegen äussere Reize stärker ausgebildet, dichter und dicker: auf den Fasciolen der Seeigel, um die Basis der Pedicellarien herum, auf den Kiemen (den sogenannten Papulae) der Seesterne, an der Basis der Seeigelstacheln.

Ueber die Sinnesorgane (Tasthügel) an den Pedicellarien vergl. den Abschnitt über die Pedicellarien.

Bei den Crinoiden und Ophiuroiden treten in immer feiner werdende Aeste sich auflösende sensible Nerven aus der Tiefe der (verkalkten) Cutis an die Körperoberfläche. Ueber die Art der letzten Endigung der Nervenfasern ist man nicht unterrichtet. Die Untersuchung ist dadurch erschwert, dass das Epithel in keiner Weise scharf von der Cutis gesondert erscheint.

Am Rande der Nahrungsfurchen (auf den Armen und auf der Mundscheibe) der Crinoiden finden sich alternirend mit den dreitheiligen Tentakeln angeordnet Gruppen von 5—6 Sinneszellen mit zarten, unbeweglichen Sinneshaaren.

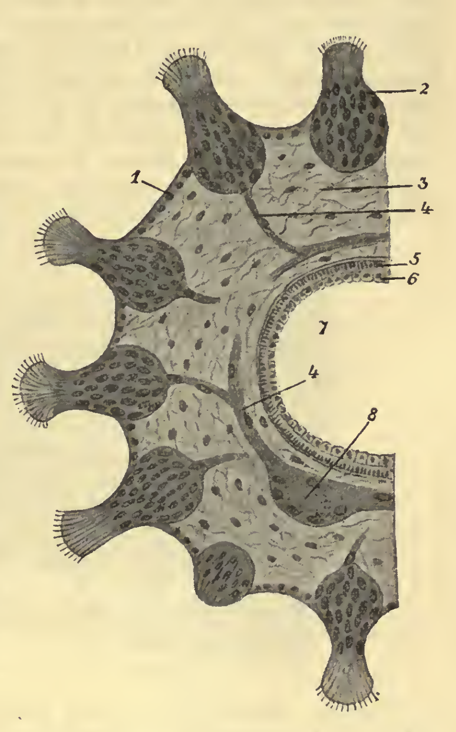


Fig. 756. Halber Querschnitt durch einen Ambulacraltentakel von Ophiothrix fragilis, nach Figuren von HAMANN combinirt. 1 Körperepithel, 2 Sinnespapillen, 3 Cutisbindegewebe, 4 Nerv zu den Sinnespapillen, 5 Längsmusculatur, 6 Epithel des Tentakelkanals 7, 8 Tentakelnerv.

In der Klasse der Holothurioidea wurde bei Cucumaria ein System von sich in der Cutis verästelnden Nervenfasern beschrieben, von dem Zweige an die Herde unter die Oberfläche versenkter Epithelzellen abgehen, deren im Abschnitte über das Integument Erwähnung gethan worden ist. Aehnliche Verhältnisse finden sich bei anderen Actinopoden.

Bei den Paractinopoden (Synapta, Anapta) finden sich über die Haut zerstreut zahlreiche Sinnes- oder Tastpapillen. An den betreffenden Stellen wölbt sich die Haut hügelartig vor. Im Centrum des Hügels bildet ein Packet von Sinneszellen die Tastpapille. Unter jeder Tastpapille liegt in der Cutis ein ansehnliches Tastganglion, von dem ein deutlicher Nerv an die Papille abgeht. Die die Papille rings umgebenden Epithelzellen sind als Drüsenzellen differenzirt (Synapta inhaerens).

C. Gehörorgane, Orientirungsorgane.

Gehörorgane (resp. Orientirungsorgane) sind bei den Echinodermen in zwei Typen beobachtet worden: 1) die Gehörbläschen (BAUR-sche Bläschen, Otocysten) gewisser Holothurioidea und 2) die schon früher besprochenen Sphäridien der Echinoidea.

I) Die Gehörbläschen finden sich nur in der Klasse der Holothurien und hier bei den Paractinopoda (Synaptidae) und unter den Actinopoden bei den Elasipoden.

Bei den Synaptiden sind sie am genauesten untersucht (Fig. 757). Sie kommen hier zu 5 Paaren in der Cutis der Leibeswand in der Gegend der Tentakel vor, da wo die 5 radiären Nervenstämme aus dem Kalkring austreten. Jedem Nervenstamm liegt ein Paar Otocysten an seiner Aussenseite auf. Jede Otocyste stellt ein mit Flüssigkeit erfülltes Bläschen dar, dessen Wand aus einem (wimpernden?) Plattenepithel besteht. In der Flüssigkeit finden sich zahlreiche Otolithen in zitternder Bewegung. Die Otolithen sind bläschenförmige Zellen, deren Hohlraum von einer harten Masse (phosphorsaurer Kalk) ausgefüllt ist. Vom radiären Nervenstamm verlaufen zwei Nerven (Nervi acustici) zum Otolithenpaar.

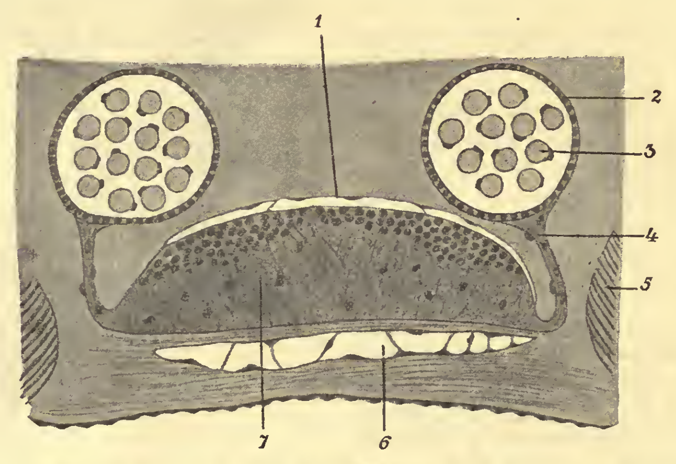


Fig. 757. Schnitt durch die zwei Gehörbläschen eines Radius von Synapta, (nach Cuénot. 1 Epineuralsinus (?), 2 Epithelwand der Gehörbläschen, 3 Otolithen, 4 Nervus acusticus, 5 Längsmuskeln, 6 Pseudohämalkanal, 7 radiärer Nervenstamm.

Die Gehörbläschen der Elasipoden kommen in grösserer Zahl vor, von 14 bis 100 und darüber. Nicht selten ist ihre Vertheilung eine bilateral-symmetrische. So kommen bei Elpidia glacialis von den im Ganzen 14 Gehörbläschen je 6 auf die beiden seitlichen Radien des Triviums und je eines auf die beiden Radien des Biviums. Im ventralen mittleren Radius finden sich hier keine Gehörbläschen.

II) Die als umgewandelte Stacheln gedeuteten Sphäridien der Echinoideen sind schon im Abschnitt über das Skeletsystem, pag. 982, behandelt worden. Nach neueren Untersuchungen scheint die Verbindung des Sphaeridiums mit dem Schalenhöcker eine ganz lockere und nur durch Bindegewebsfasern, nicht durch Muskelfasern, vermittelte zu sein. In natürlicher Lage des Seeigels hängen die Sphäridien, die ja nur auf der Oralseite entwickelt sind, in ihre Nischen oder Kammern herunter, in denen sie bei den Bewegungen des Thieres, vermöge des Gewichtes ihres von dichter Kalkmasse gebildeten kugligen Theiles, lothrecht bleiben und so (durch Druck auf das Nervenpolster an ihrer Basis) das Thier über die Lage im Raume orientiren können. (Man erinnere sich daran, dass auf den Rücken gelegte Seeigel sich rasch wieder umdrehen.)

D. Augen.

I) Schon bei der Besprechung der Endfühler wurde auf die „Augenflecke“ der Seesterne aufmerksam gemacht. Ein solcher lebhaft rother Augenfleck findet sich an der Basis eines jeden Endfühlers an ihrer mundwärts gerichteten Seite. Bei genauerer Untersuchung löst sich jeder Augenfleck in eine grössere Anzahl von becher- oder hohlkegelförmigen Einzelaugen auf, deren Spitze gegen die stark entwickelte Nervenfaserschicht in der Tiefe des Tentakelepithels gerichtet, deren Hohlraum nach aussen geöffnet ist (Fig. 758). Die Wandung eines jeden Augenbechers wird von Pigmentzellen (und dazwischen liegenden pigmentlosen Retinazellen?) gebildet. Die Cuticula des Tentakelepithels setzt sich auch in das Innere eines jeden Augenbechers fort. Die zu den verschiedenen Wandzellen des Augenbechers gehörenden Portionen der Cuticula sind von einander abgegrenzt und wurden als Stäbchen beschrieben.

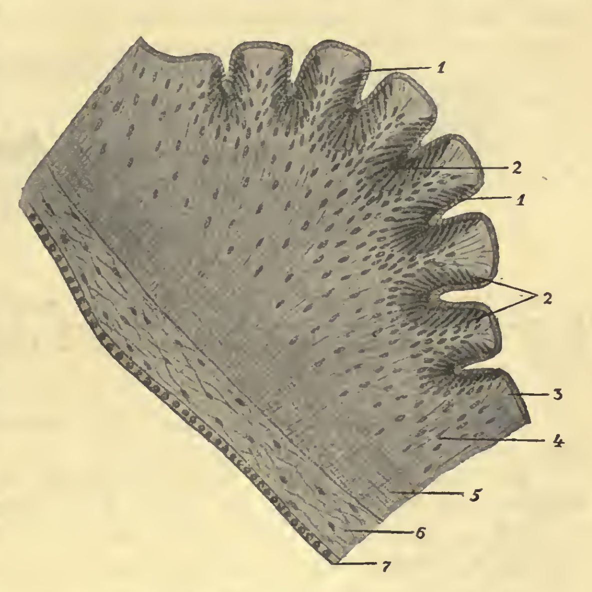


Fig. 758. Schnitt durch das Augenpolster an der Basis der Endfühler eines Seesternes. 1 Cuticula der Augenbecher, 2 Pigmentzellen, 3 Cuticula des Fühlerepithels, 4 Fühlerepithel, 5 Nervenschicht in der Tiefe desselben, 6 bindegewebige Cutis, 7 Epithel des Fühlerkanals.

Die Seesterne tragen im Leben das Ende der Arme aufwärts gerichtet, so dass der Augenfleck functioniren kann.

II) Das stark lichtempfindliche Diadema setosum (Euechinoidea diadematoida) ist auf seiner sammtschwarzen Haut mit zahllosen glänzend blauen Flecken geschmückt, die sich auf der Oralfläche allmählich verlieren.

Mit dem Microscop von der Oberfläche betrachtet, löst sich jeder blaue Fleck in eine je nach seinem Umfang bald grössere (bis viele Hunderte), bald kleinere Anzahl von Fünf- oder Sechsecken auf, von denen ein jedes einem lichtbrechenden Körper entspricht, der seinerseits in einem Becher schwarzen Pigmentes sitzt (Fig. 759). Die blaue Farbe der Flecken, die als zusammengesetzte Augen gedeutet worden sind, ist eine Interferenzerscheinung.

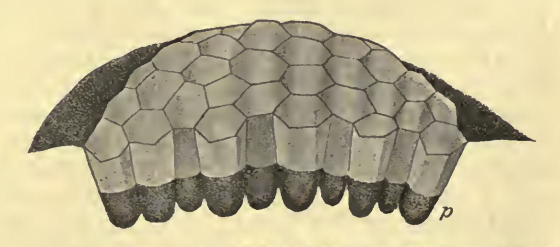


Fig. 759. Theil eines zusammengesetzten Auges von Diadema setosum, nach P. und F. SARASIN. *p* Pigmentbecher.

Auf Schnitten durch ein solches Auge (Fig. 760) sieht man: 1) dass das mit einer bewimperten Cuticula ausgekleidete Körperepithel, indem es sich stark verdünnt, über das ganze Auge hinwegzieht (Cornea); 2) dass jeder „lichtbrechende Körper" aus einer Anzahl blasiger Zellen besteht (modificirte Epithelzellen); 3) dass ein Pigmentbecher (bestehend aus oft sternförmig verästelten Pigmentzellen) den basalen Theil eines jeden lichtbrechenden Körpers umgiebt; 4) dass das ganze Auge mit seinen zahlreichen Pigmentbechern direct auf einer mit Ganglienzellen ausgestatteten Nervenschicht aufruht, welche am Rande des Auges in die gewöhnliche Nervenfaserschicht übergeht, die bei allen Echinoideen in der Tiefe des Körperepithels herrscht.

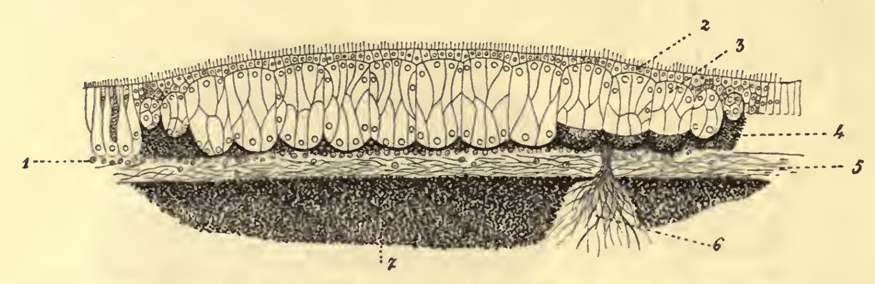


Fig. 760. Schnitt durch das Auge von Diadema setosum, schematisirt, nach P. und F. Sarasin. 1 Ganglienzellenbelag der Nervenschicht, 2 „Cornea", 3 lichtbrechende Körper, 4 Pigmentbecher, 5 Nervenschicht, Nervenplexus, 6 Bindegewebsfasern, 7 Pigmentanhäufung unter der Nervenschicht.

Aehnliche Flecken kommen auch bei anderen Diademen und Arten des verwandten Genus Astropyga vor.

Bei Synaptiden (S. vittata) kommen an der Basis eines jeden Fühlers zwei Pigmentflecke vor. Dass diese „Augen" Sinnesorgane sind, ist jetzt nachgewiesen. Ueber ihren Bau sind weitere ausführliche Mittheilungen abzuwarten.

XIII. Die Körpermusculatur.

Die besondere Ausbildung der Körpermusculatur der Echinodermen steht in directer Beziehung zur besonderen Ausbildung des Skeletes.

Wir können die Echinodermen mit Bezug auf die Musculatur und das Skelet in drei Gruppen theilen.

1) Die Holothurien. Das Skelet besteht nur aus isolirten, gewöhnlich mikroskopisch kleinen, Kalkkörperchen. Ihre Gegenwart in der lederartigen Haut hindert eine Formveränderung des schlauchförmigen Körpers nicht. Die Körpermusculatur ist als ein Hautmuskelschlauch entwickelt. Durch coordinirte Contractionen der diesen Schlauch zusammensetzenden Rings- und Längsmusculatur führt der Körper langsame, wurmförmige Bewegungen aus.

2) Die Asteroideen, Ophiuroideen und Crinoideen. Hier ist der Körper in der Richtung der Radien zu Armen ausgezogen, die durch ein gegliedertes Skelet gestützt sind. Der Hautmuskelschlauch zerfällt in einzelne Muskeln, welche die Skeletglieder miteinander verbinden. Nur bei den Seesternen besteht neben diesen isolirten Muskeln noch ein Hautmuskelschlauch.

3) Die Echinoideen. Das Skelet der Seeigel (mit wenigen Ausnahmen) bildet eine starre Schale oder Kapsel. Eine Körpermusculatur wäre functionslos, sie fehlt.

Eine Ausnahme bilden (wenn wir nur die Euechinoidea berücksichtigen) die Streptosomata, bei denen die Platten der mehr oder weniger biegsamen Schale imbriciren. Die Untersuchung der Echinothuriden hat nun dargethan, dass bei diesen Seeigeln an der Innenseite der Schale 5 Paar auf der Oberfläche der Schale senkrecht stehende Muskelblätter in Meridianen von der Oralseite zu der Apicalseite verlaufen. Die Contraction dieser Muskelblätter bewirkt eine Depression der Schale.

Die Musculatur der Echinodermen besteht im Allgemeinen aus glatten Muskelfasern. Einem längsgestreiften Faden contractiler Substanz liegt seitlich der protoplasmatische Rest der Bildungszelle mit dem Kern an. Quergestreifte Muskelfasern kommen seltener vor. (Schliessmuskeln der Greifpedicellarien der Seeigel, Muskeln der rotirenden Analstacheln von Centrostephanus longispinus.)

Die Musculatur der verschiedenen Organe oder Organsysteme wird in den betreffenden Abschnitten behandelt.

A. Holothurioidea.

Der Hautmuskelschlauch besteht überall aus einer äusseren Ringmuskelschicht und 5 in den Radien verlaufenden Längsmuskeln (Fig. 752, 764).

Die Ringmusculatur folgt direct nach innen auf die Cutis. Sie ist gewöhnlich in den 5 Radien unterbrochen, besteht also aus 5 longitudinalen, interradial gelagerten Streifen oder Bändern von quer verlaufenden Muskelfasern. Nur bei den Paractinopoda (Synaptiden), wo keine Radialkanäle des Wassergefässsystems vorhanden sind, verlaufen die Fasern ununterbrochen rings um den Körper herum.

Die Längsmusculatur besteht aus 5 kräftigen Muskeln oder Muskelpaaren, welche den Körper in den Radien der Länge nach durchziehen. Sie bedecken also auf der Seite der Leibeshöhle die radialen Organe (die S. 1000 namhaft gemacht worden sind). Vorn (am oralen Pol) setzen sie sich an die Radialstücke des Kalkringes an, hinten (am apicalen Pol) endigen sie im Umkreise des Afters.

Bei den Dendrochiroten ist die Längsmusculatur in besonderer Weise differenzirt. In der Körpermitte oder etwas davor sondern sich die Fasern eines jeden der 5 Längsmuskeln in 2 Bündel. Das eine zieht einfach als Längsmuskel an der Körperwand weiter, das andere durchsetzt frei die Leibeshöhle, um sich vorn an ein Radialstück des Kalkringes anzuheften (Fig. 730, p. 994). Es leuchtet ein, dass es sich bei dieser Ausbildung von Rückziehmuskeln der Mundregion des Körpers um eine Abspaltung von den ursprünglich einfachen Längsmuskeln handelt, welche in dem Maasse fortschritt, als die Mundfühler der Dendrochiroten zu immer stattlicherer Entfaltung gelangten und eines immer weiter gehenden Schutzes bedurften. Es giebt übrigens Arten, bei welchen die Sonderung und Abspaltung der Retractoren von den Längsmuskeln noch nicht perfect geworden ist.

Retractoren kommen, abgesehen von den Dendrochiroten, nur noch bei der Gattung Molpadia und bei Arten der Gattungen Chiridota und Synapta vor.

B. Echinoidea.

Die Längsmuskeln der Echinothuriden (Asthenosoma) haben die Gestalt halbmondförmiger Blätter, deren convexe Seite nach aussen gerichtet und an der Innenseite der Schale befestigt ist, deren concaver Rand hingegen gegen die Axe der Schale schaut (Fig. 761). Die Insertion an der Schale geschieht an der Grenze zwischen den Ambulacren und Interambulacren, am seitlichen Rande der Ambulacralplatten.

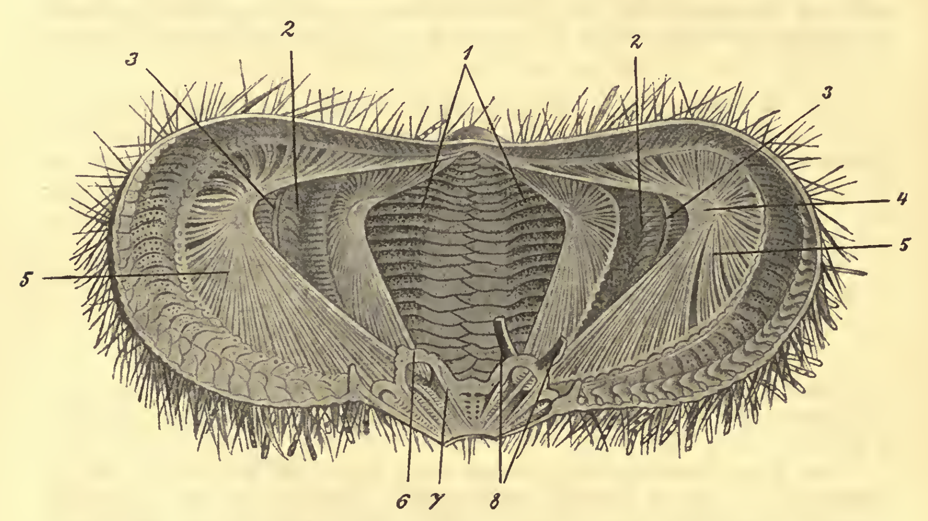


Fig. 761. **Schale von Asthenosoma**, aufgebrochen, um die Längsmuskeln zu zeigen. 1 Interambulacralplatten (?), 2 Ambulacralplatten, 3 Radialkanäle, 4 Centrum tendineum, 5 Muskelstränge, 6 Ambulacralapophysen (Aurikel), 7 Oeffnungsmuskeln der Zähne, 8 Retractoren des Kaugerüstes.

In jedem Muskelblatt strahlen die Faserstränge in der durch die Abbildung veranschaulichten Weise fächerförmig von einem am Innenrand des Blattes gelegenen „Centrum tendineum" aus. Die obersten Faserstränge heften sich an die Radialia, die untersten an die Aussenseite der Aurikel an. Netzförmige Anastomosen zwischen den Fasersträngen sind keine Seltenheit.

Die 5 Paar Längsmuskelblätter der Echinothuriden laden zu einem Vergleich mit den 5 Längsmuskeln oder Längsmuskelpaaren der Holothurien ein. Eine wahre Homologie lässt sich aber ebensowenig mit Sicherheit nachweisen, als directe Beziehungen zwischen dem Kalkring der Holothurien und gewissen Skeletbestandtheilen der Echinoideen (Aurikel, Stücke des Kauapparates) festgestellt werden können.

C. Asteroidea.

Auf der Apicalseite der Arme und der Scheibe wurde eine Hautmuskelschicht beobachtet, die aus äusseren quer, und inneren radiär (in der Längsrichtung der Arme) verlaufenden Fasern besteht. Sie scheint sich nicht auf die orale Seite des Körpers, wo das Ambulacralskelet entwickelt ist, auszudehnen, wenigstens nicht als Muskelschicht. Vielleicht aber hat sie sich hier zu der speciellen Musculatur des Ambulacralskeletes differenzirt.

Diese letztere ist in folgender Weise entwickelt:

Auf jedes Skeletsegment kommen 10 Muskeln.

1) Jederseits verbinden zwei verticale Muskeln (oder vielleicht Bänder?), ein distaler und ein proximaler, das Adambulacralstück mit dem Ambulacralstück. (Vgl. auch Fig. 690, p. 939.)

2) Jederseits verbindet ein oberer Längsmuskel je zwei aufeinander folgende Ambulacralstücke auf ihrer (der Leibeshöhle zugekehrten) apicalen Seite. (Leistung: Aufwärtskrümmen der Arme.) (Fig. 762 $_2$.)

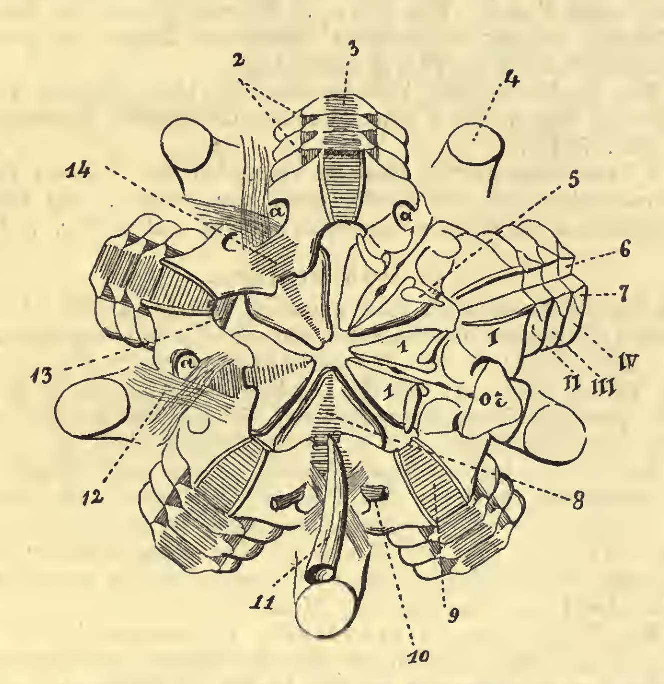


Fig. 762. Mundskelet und basaler Theil des Armskeletes von Pentaceros turritus, mit der zugehörigen Musculatur, nach VIGUIER. Von der Innenseite. 1 Erste Adambulacralplatte, *I—IV* erste bis vierte Ambulacralplatte, *or* Oralia, 2 dorsale Längsmuskeln, 3 dorsale Quermuskeln (zum Oeffnen der Ambulacralfurchen), 4 interbrachiale Pfeiler, 5 Muskelapophysen der ersten Adambulacralplatten, 6 Facetten der Ambulacralplatten zum Ansatz der dorsalen Quermuskeln, 7 Id. zum Ansatz der dorsalen Längsmuskeln, 8 Quermuskeln zwischen den ersten Adambulacralstücken (Zähnen), 9 dorsaler Quermuskel zwischen den beiden ersten Ambulacralstücken, 10 dorso-ventraler Muskel, 11 Steinkanal, 12 gekreuztes Ligament, 13 Abductor dentium, 14 Adductor dentium, *a* Oeffnung für das erste Ambulacralfüsschen.

3) Jederseits verbindet ein unterer Längsmuskel je zwei aufeinander folgende Adambulacralstücke. (Er wirkt als Antagonist des oberen Längsmuskels.)

4) Ein oberer Quermuskel verbindet die beiden gegenüberliegenden Ambulacralstücke eines und desselben Skeletsegmentes auf ihrer apicalen, der Leibeshöhle zugekehrten Seite. Diese Muskeln erweitern bei ihrer Contraction die Ambulacralfurche (Fig. 762 $_3$).

5) Ein unterer Quermuskel verbindet die beiden Ambulacralstücke eines Segmentes auf ihrer unteren, der Ambulacralfurche zugekehrten Seite. Diese Muskeln verengern bei ihrer Contraction die Ambulacralfurche.

Die Musculatur des Mundskelets (Fig. 762) zeigt folgende Anordnung:

1) Ein einfacher oder doppelter Muskel in radialer Lage verbindet die distalen Enden der ersten Adambulacralstücke („Zähne", 1 in Fig. 691) eines und desselben Radius (Fig. 762 $_{13}$). Er öffnet dieselben.

2) Ein Muskel, welcher die distalen Enden der zwei ersten Adambulacralstücke von zwei benachbarten Radien (also in interradialer Lage) verbindet, nähert die proximalen Erden dieser Stücke einander (schliesst die Zähne eines Paares) (Fig. 762 $_{14}$). Er wird unterstützt durch einen queren Muskel, welcher die einander zugekehrten Kanten der zwei ersten Adambulacralstücke eines Paares verbindet.

3) Die beiden ersten Ambulacralstücke eines Radius sind, wie alle folgenden Paare, durch einen dorsalen Quermuskel miteinander verbunden (Fig. 762 $_{9}$).

4) 5 Paar dorsoventrale Muskeln verbinden die 5 ersten Paare von Ambulacralstücken mit der Rückenwand der Scheibe. Sie nähern bei ihrer Contraction die apicale Scheibenwand der oralen (Fig. 762 $_{10}$).

D. Ophiuroidea.

Ein Hautmuskelschlauch fehlt gänzlich. Die das Armskelet bedienenden Muskeln (Zwischenwirbelmuskeln) sind schon p. 945 besprochen worden.

Die Musculatur des Mundskeletes (vergl. Fig. 695, p. 946, und Fig. 767, p. 1075). 1) Ein Musculus interradialis externus verbindet quer die einander zugekehrten distalen Flächen der Mundeckstücke benachbarter Arme. Er ist der stärkste Muskel.

2) und 3) Die beiden Mundeckstücke eines und desselben Armes werden verbunden (und bei der Contraction einander genähert) durch einen oberen und einen unteren Quermuskel (Musculus radialis superior et inferior). 1, 2 und 3 bilden einen äusseren peripheren Muskelkranz. Diesem folgt oralwärts ein zweiter, innerer, centraler Muskelkranz, bestehend aus den folgenden Muskeln.

4) Ein Musculus interradialis internus inferior verbindet quer die oralen Enden der Mundeckstücke verschiedener Arme.

5) Die innersten Muskeln des Mundskeletes bestehen aus radiär verlaufenden Fasern. Als 5 interradial gelagerte Muskelpaare ziehen sie von den Mundeckstücken zu den Zähnen (bei Ophiactis nur zu den zwei obersten, zu deren Bewegung sie dienen (Musculi interradiales interni superiores).

E. Crinoidea.

Ein Hautmuskelschlauch fehlt. Die das gegliederte Skelet bedienende Musculatur ist schon p. 964 besprochen worden.

XIV. Der Darmkanal.

A. Allgemeine Uebersicht.

Der durch die Leibeshöhle ziehende, an der Körperwand in verschiedener Weise durch Mesenterien oder Mesenterialfäden befestigte oder aufgehängte Darmkanal beginnt mit dem Munde und endigt mit dem After.

Das Fehlen des Afters bei den Ophiuroideen und in der Asteroideenfamilie der Astropectinidae ist nicht als ein ursprünglicher Zustand zu betrachten.

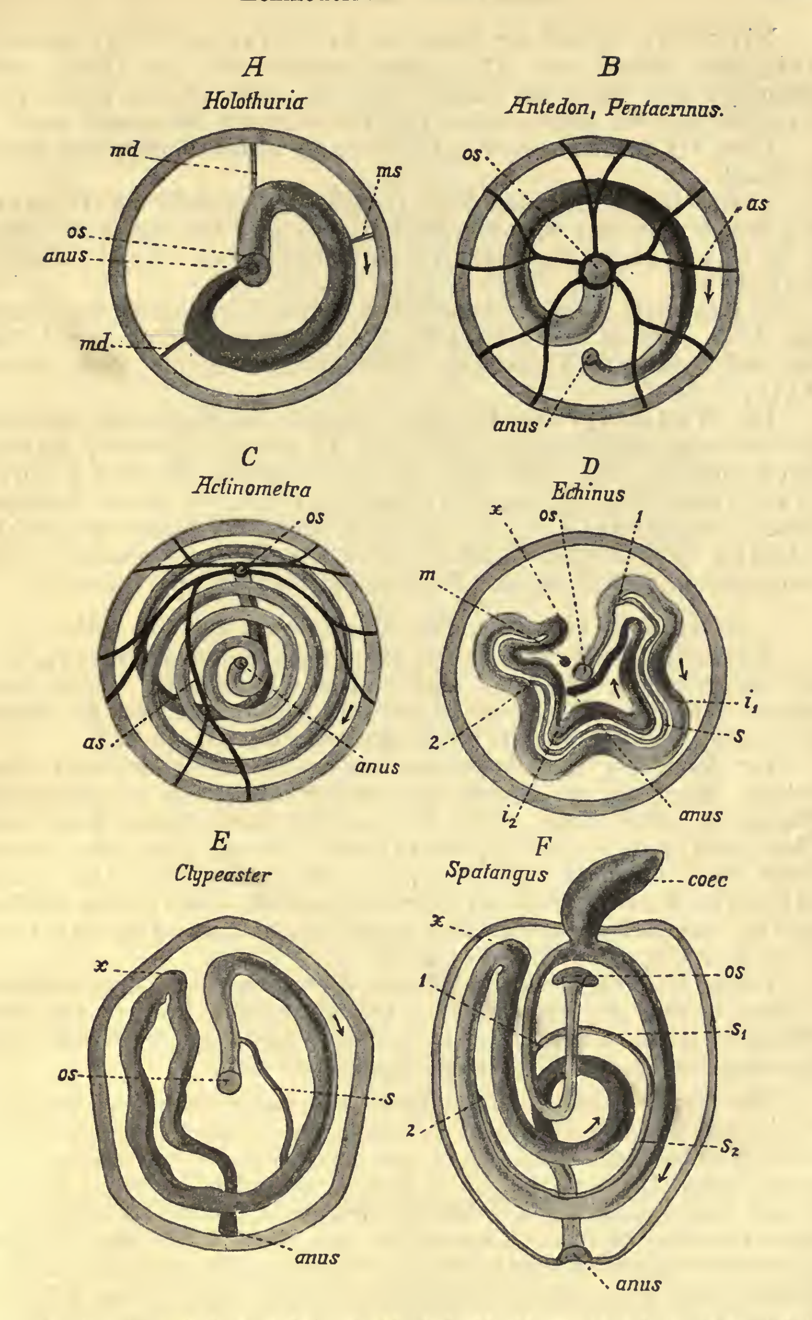


Fig. 763. Schematische Darstellung des Verlaufes des Darmkanals bei verschiedenen Echinodermen. Körper von der Oralseite betrachtet. *md*, *ms* Mesenterien, *as* Nahrungs- oder Ambulacralfurchen der Kelchdecke, *m* Madreporit, *x* Beginn der rückläufigen Darmwindung, i_1 erste, i_2 zweite (rückläufige) Darmwindung, *s* Sipho, Nebendarm, 1 und 2 (in *F*) die beiden Stellen, wo der Nebendarm in den Hauptdarm einmündet, s_1 frei verlaufender, s_2 dem Hauptdarm anliegender Theil des Nebendarms, *coec* Darmblindsack. Nach verschiedenen Angaben combinirt.

Nirgends verläuft der Darm als ein einfaches Rohr geradlinig vom Munde zum After, doch entfernt sich der Darm vieler Synaptiden fast nicht von dieser Form. Es tritt vielmehr immer eine Vergrösserung der secernirenden und resorbirenden Darmwand ein.

Diese Oberflächenvergrösserung kommt in doppelter Weise zu Stande.

1) Das vom Munde zum After verlaufende Darmrohr verlängert sich immer mehr und wird so genöthigt, sich in Schlingen zu legen, in Windungen zu verlaufen (Holothurioidea, Echinoidea, Crinoidea).

2) Der Darm verläuft zwar direct (ohne Windungen) vom Mund zum After, aber er erweitert sich sackförmig (Ophiuroidea) und treibt dazu noch verästelte Ausstülpungen in die Arme hinein (Asteroidea).

Die Wandung des Darmes besteht im Allgemeinen bei den Echinodermen aus folgenden Schichten: 1) einem inneren, hohen Darmepithel mit zahlreichen Drüsenzellen, 2) einer Bindegewebsschicht, 3) einer Muskelschicht, 4) einem äusseren Epithel, dem Endothel der Leibeshöhle. Ein System von Blutlacunen (absorbirende Kanäle) ist in der Bindegewebsschicht der Darmwand entwickelt bei den Holothurien, Seeigeln und Crinoiden.

B. Holothurioidea (Fig. 752, p. 1042, und Fig. 764).

Verlauf des Darmes. Der Mund liegt am oralen Pole (Vorderende des Körpers), der After am apicalen (Hinterende). Ueber Ausnahmen von dieser Regel, besonders Rhopalodina, wo der Mund dicht neben dem After liegt, vergl. den Abschnitt III, p. 999.

Der Darm ist im Allgemeinen bedeutend (durchschnittlich etwa dreimal) länger als der Körper und verläuft deshalb in Schlingen und Windungen. Vom Mund zieht er zunächst nach hinten gegen den After (erster oder vorderer Darmschenkel), dann biegt er zum ersten Male um und verläuft wieder nach vorn (zweiter oder mittlerer Darmschenkel), vorn angekommen, biegt er zum zweiten Male um und verläuft wieder nach hinten, diesmal zum After (dritter oder hinterer Darmschenkel).

Indem er diese Schlingen bildet, windet sich der Darm zugleich in einer Spirale um die Hauptaxe (Längsaxe) des Körpers auf, was besonders schön durch die Art seiner Befestigung vermittelst des Mesenteriums an der Körperwand demonstrirt wird.

Der vordere Schenkel ist im mittleren dorsalen Interradius befestigt. Von diesem geht an der ersten Umbiegungsstelle das Gekröse über den linken dorsalen Radius hinweg in den linken dorsalen Interradius. Der ganze mittlere Darmschenkel ist in diesem Interradius befestigt. An der zweiten Umbiegungsstelle des Darmes zieht sein Mesenterium über den linken ventralen Radius und Interradius und über den mittleren ventralen Radius hinweg zum rechten ventralen Interradius. Der dritte oder hintere Darmschenkel ist in diesem Interradius befestigt (Fig. 731, p. 998, und Fig. 764 A).

Stellen wir eine Holothurie aufrecht, den Oralpol nach oben, den Apicalpol nach unten, und projiciren wir die Darmwindung auf eine horizontale Ebene, die wir von oben betrachten, oder mit anderen Worten, betrachten wir die Darmwindung einer Holothurie vom Mundpole aus, so sehen wir, dass sie von links nach rechts, also

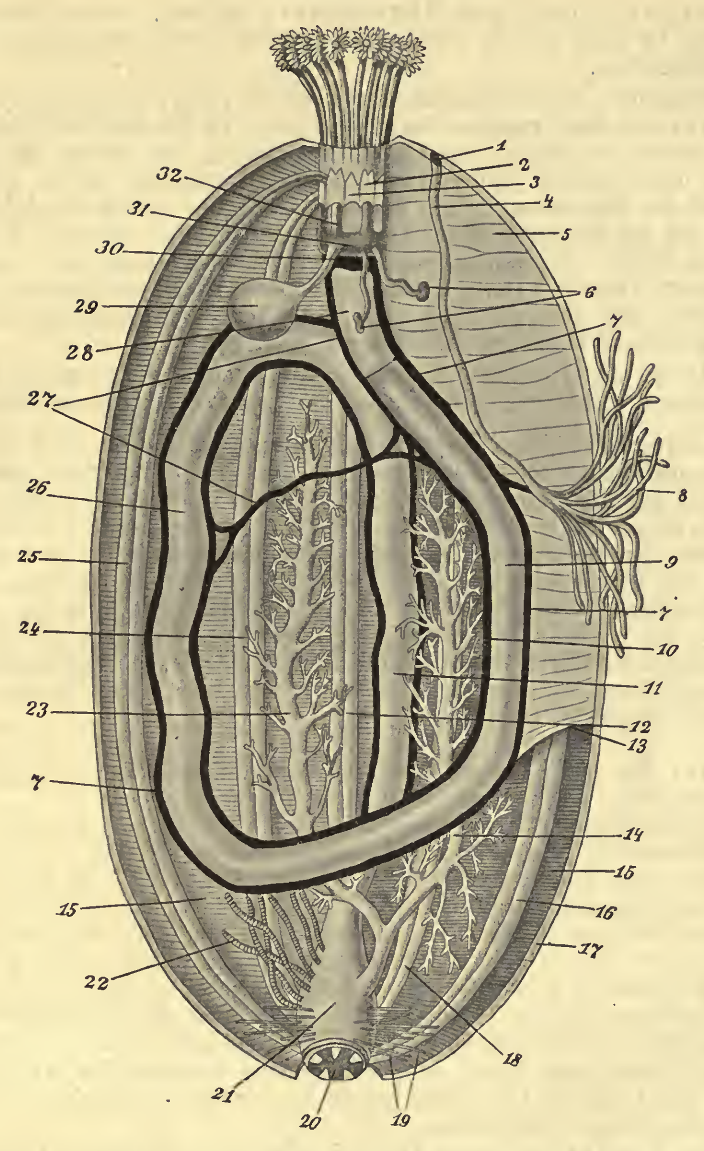


Fig. 764. Organisation einer aspidochiroten Holothurie. Die Leibeswand im dorsalen Interradius, links neben dem dorsalen Mesenterium durchschnitten und ausgebreitet. Nach LUDWIG, in LEUCKART's Tafelwerk. 1 Genitalöffnung, 2 Radialstücke, 3 Interradialstücke des Kalkringes, 4 Geschlechtsleiter, 5 dorsales oder vorderes Darmmesenterium, 6 Steinkanäle mit ihren inneren Madreporiten, 7 dorsales Darmgefäss, 8 Gonade, 9 vorderer Darmschenkel, 10 ventrales Darmgefäss, 11 hinterer Darmschenkel, 12 Längsmuskeln, 13 hinterer Rand des dorsalen Septums, 14 rechter Kiemenbaum (Wasserlunge), 15 Ringmusculatur der Leibeswand, 16 Längsmuskeln, 17 Schnittrand der Leibeswand, 18 Längsmuskeln, 19 z. Th. musculöse Fäden, die von der Kloakenwand zur Leibeswand gehen, 20 Kloakenöffnung, 21 Kloake, 22 CUVIER'sche Organe, 23 linker Kiemenbaum, 24 und 25 Längsmuskeln, 26 mittlerer Darmschenkel, 27 Gefässanastomose, 28 Vorderdarm, 29 POLI'sche Blase, 30 Blutgefässring, 31 Wassergefässring, 32 Anfangsstücke der Radialgefässe.

in der Richtung des Uhrzeigers, verläuft. Diese Windungsrichtung ist auch für die übrigen Echinodermen mit gewundenem Darm charakteristisch.

Schon oben wurde bemerkt, dass viele Paractinopoda (Synaptiden) einen fast geraden Darm besitzen. Es handelt sich hier aber nicht um ein ursprüngliches Verhalten, denn es hat erstens die ältere Larve und die ganz junge Synapta einen gekrümmten Darm, zweitens inserirt das Darmmesenterium ganz genau in der vorhin beschriebenen Weise an der Körperwand und verläuft also in einer Spirale. Drittens lässt sich meist bei genauerem Zusehen erkennen, dass auch beim erwachsenen Thier der Darm in einer freilich sehr lang gestreckten Spirale gewunden ist, und dass die erste und zweite Umbiegungsstelle als Stellen leichter Knickung zu erkennen sind.

Würde ein typischer Actinopodendarm sich fast bis auf die Länge des Körpers verkürzen, so würden solche Verhältnisse zu Stande kommen.

Abschnitte des Darmes. Man unterscheidet am Holothuriendarm aufeinander folgende Abschnitte, die sich jedoch makroskopisch nie sehr auffällig von einander unterscheiden. Der Darm behält nämlich in seiner ganzen Länge die Röhrengestalt bei. Die Unterschiede zwischen den aufeinander folgenden Abschnitten beziehen sich auf die Dicke des Darmrohres und seiner Wandung, auf seine Färbung, seine Vascularisirung und besonders auf die histologische Structur seiner Wand. Die Grenzen der aufeinander folgenden Abschnitte sind äusserlich gewöhnlich durch verschieden deutliche, ringförmige Einschnürungen gekennzeichnet, welchen nicht selten in das Innere des Darmes vorragende Ringfalten entsprechen.

Der Mund. Um den Mund herum verdichtet sich die Ringmusculatur zu einem wenig ansehnlichen Sphinctermuskel.

Je stärker die Mundtentakel entwickelt sind, um so prägnanter wird die Erscheinung, dass der Mund mitsammt den Tentakeln und einem kleineren oder grösseren Theil des vorderen Körperendes in die Leibeshöhle zurückgestülpt werden kann. Man bezeichnet den zurückstülpbaren vorderen Körpertheil der Dendrochiroten, deren Tentakel stark entwickelt sind, als Rüssel. Er ist nicht selten durch andere Färbung und abweichende Beschaffenheit des Integumentes ausgezeichnet. Beim Zurückstülpen spielen jedenfalls die detachirten Rückziehmuskeln die Hauptrolle. An der hinteren Grenze der Rüsselregion kommt es gelegentlich zur Ausbildung von 5 (interradialen oder radialen) Kalkklappen (z. B. Psolus, Fig. 608, 609), welche bei eingestülptem Rüssel die Einstülpungsöffnung verschliessen.

Der Schlund (Oesophagus) reicht vom Munde bis zum Ringkanal des Wassergefässsystems oder darüber hinaus. Er ist durch radiär nach aussen verlaufende Bänder, welche den Periösophagealsinus durchsetzen (siehe Fig. 746, p. 1018), an den Wassergefässring, den Kalkring, die Radiärkanäle des Wassergefässsystems etc. befestigt. Diese Bänder sind vorwiegend bindegewebiger Natur, enthalten aber auch Muskelfasern. Der Oesophagus mit dem Complex der ihn umgebenden Organe wird auch als Schlundkopf bezeichnet.

Auf den Schlund folgt ein als Magendarm bezeichneter kurzer Abschnitt und auf diesen der längste Darmabschnitt, der Dünndarm. Dieser bildet den grösseren, hinteren Theil des ersten Darmschenkels, den

ganzen zweiten und weitaus den grössten Theil des dritten und letzten Darmschenkels.

Der letzte Darmabschnitt, die Kloake oder der Enddarm, zeichnet sich durch bedeutendere Dicke aus und ist durch radiär angeordnete Stränge und Fäden an die benachbarte Leibeswand befestigt. Die Stränge bestehen aus Bindegewebe und Muskelfasern.

In die Kloake oder den Enddarm münden die Wasserlungen und die Cuvier'schen Organe, wo solche vorkommen. Von diesen handeln besondere Abschnitte.* Bei einigen Elpidiidae stülpt sich der vordere Theil der Kloake zu einem grossen Blindsacke aus, der in der Leibeshöhle mehr oder weniger weit nach vorn reicht, bisweilen bis gegen die Körpermitte. Da die Elpidiidae keine Wasserlungen besitzen, so ist die kürzlich gestellte Frage berechtigt, ob nicht ihr Kloakenblindsack einer rudimentären Wasserlunge entspreche.

Die innere Oberfläche des Darmes zeigt häufig eine Längsfaltung. Quere Darmfalten, in Längsreihen angeordnet, wurden im Dünndarm von Aspidochiroten beobachtet.

Was den feineren Bau des Darmes anbetrifft, so besteht seine Wand aus folgenden Schichten, deren Mächtigkeit und deren besonderer Bau in den verschiedenen Abschnitten sehr verschieden sein kann: 1) inneres Darmepithel; 2) innere Bindegewebsschicht mit den Blutlacunen; 3) Muskelschicht. Diese besteht gewöhnlich aus einer inneren Lage von Längs- und einer äusseren von Ringmuskelfasern. Doch giebt es Synaptiden und Aspidochiroten mit umgekehrter Folge der Lagen. 4) Aeussere Bindegewebsschicht (oft sehr dünn); 5) wimperndes Endothel der Leibeshöhle.

Das innere Darmepithel ist, vornehmlich im Dünndarm, bewimpert. Es erweist sich im grössten Theil des Darmes als ein sehr hohes, von einer feinen Cuticula überzogenes Epithel, dessen Zellen pallisaden- bis fadenförmig sind. Drüsenzellen verschiedener Art finden sich besonders zahlreich im Magendarmepithel. Das Epithel der Kloake gleicht dem äusseren Körperepithel. Es münden in ihm die Fortsätze langer subepithelialer, einzelliger Schlauchdrüsen.

Der After kann durch einen Sphinctermuskel verschlossen werden. In seinem Umkreise können Kalkplatten, Papillen etc. vorkommen.

C. Echinoidea.

Ueber die Lage des Mundes und des Afters vergl. p. 925.

Bei allen erwachsenen Echinoideen ist die Länge des röhrenförmigen Darmes beträchtlicher als die gerade Linie zwischen Mund und After, so dass der Darm einen gewundenen Verlauf zu nehmen genöthigt ist.

Die einfachsten Verhältnisse finden wir bei den Clypeastroidea (Fig. 763 E, p. 1065). Wir wollen hier die Richtung der Darmwindung in derselben Weise, wie bei den Holothurien, bestimmen, indem wir die Eingeweide von der Oralseite betrachten. Wir sehen dann, dass der Darm, nachdem er den Kauapparat durchsetzt hat, sich nach rechts wendet und in der Richtung des Uhrzeigers etwas mehr als eine vollständige Windung um die Hauptaxe des Körpers macht. Bis jetzt ist der Verlauf ganz ähnlich wie bei den Holothurien. Bei den Clypeastriden aber biegt jetzt der Darm auf sich selbst zurück und zieht direct nach hinten zum After, der in dieser Seeigelabtheilung im hinteren unpaaren Interradius oralwärts seine Lage hat.

Bei den endocyclischen (sogenannten regulären) Seeigeln sind die Verhältnisse nicht einfacher, sondern complicirter. Nachdem

* p. 1077.

der Darm aus dem Kauapparat ausgetreten ist, steigt er gegen das Apicalsystem in die Höhe, biegt dann um und verläuft in der Richtung des Uhrzeigers, an der Innenseite der Schale durch das Gekröse befestigt, bis er ungefähr einen Umgang um die Hauptaxe gemacht hat, dann biegt er auf sich selbst zurück, um in einem rückläufigen Umgang zum apicalen After zu verlaufen (Fig. 763 D).

Ganz ähnlich wie bei den endocyclischen Seeigeln verhält sich der Darm bei den (exocyclischen) Spatangoidea, mit einer Abweichung, die dadurch bedingt wird, dass der Mund auf der Oralfläche nach vorn, der After aus dem Apicalsystem heraus in den hinteren Interradius gerückt ist. Es zieht so der Mund den Anfang der ersten, in der Richtung des Uhrzeigers gewundenen Darmspirale nach vorn, der After das Ende der rückläufigen Darmspirale nach hinten (Fig. 763 F).

Es ist nun wichtig, zu erfahren, dass bei ganz jungen Spatangoiden (Hemiaster cavernosus 2 mm) der, wie es scheint an beiden Enden blindgeschlossene, Darm direct vom Oral- zum Apicalpol emporsteigt. Etwas später liegt der Mund immer noch central, während das apicale Ende des Darmes schon etwas verschoben ist und sich ausserhalb des Apicalsystems durch den After nach aussen öffnet. Auf einem solchen Stadium von 2—3 mm verläuft der Darm vom Mund zum After emporsteigend in einem einzigen Umgang in einer Spirale in der Richtung des Uhrzeigers. Der complicirte Zustand des erwachsenen Thieres kommt also erst secundär und zwar wohl dadurch zu Stande, dass der Darm stärker in die Länge wächst, als der Abstand zwischen Mund und After zunimmt.

Was den feineren Bau der Darmwandung anbetrifft, so stimmt er im Wesentlichen mit dem für den Holothuriendarm geschilderten überein. Deutlich gesonderte Abschnitte lassen sich am Darm nicht unterscheiden. Der im Kaugerüst verlaufende Theil wird häufig als Pharynx bezeichnet. Sein Lumen ist auf dem Querschnitt fünfstrahlig, indem die Bindegewebsschicht 5 Längsleisten bildet, welche das Epithel vor sich herschieben. Er ist durch 5 Paar bindegewebiger Längsbänder in einer hier nicht näher zu schildernden Weise mit dem umgebenden Kaugerüst verbunden.

Der auf den Pharynx folgende Abschnitt und bei den Spatangoidea der ganze erste Darmabschnitt bis zu einer Stelle, wo sich der Darm bei den regulären Seeigeln etwas sackförmig erweitert, bei den Spatangoidea zu einem ansehnlichen Blindsack ausbuchtet, wird gewöhnlich als Schlund (Oesophagus) bezeichnet. Bei den Regulares ist es jener Theil des Darmes, welcher von der Laterne gegen das Apicalsystem in die Höhe steigt, und noch das Anfangsstück der ersten Spirale. Bei den Spatangoidea zieht er vom Mund nach hinten und biegt dann, den Anfangstheil der ersten Darmspirale bildend, nach vorn um.

Auf den Schlund folgt die erste Darmspirale, welche in der Richtung des Uhrzeigers verläuft. Ihr Anfangstheil wird durch die leichte sackförmige Anschwellung (reguläre Seeigel), oder durch den ansehnlichen Darmblindsack (Spatangoidea) gebildet. An diesem Theile des Darmes ist in seiner bindegewebigen Schicht, auf der Innenseite der übrigens schwach entwickelten Musculatur, ein reiches System von Blutlacunen entwickelt.

In der zweiten oder rückläufigen Darmspirale fehlt dieses Lacunennetz. Sie ist, besonders deutlich bei den regulären Seeigeln, durch besondere Farbe unterschieden (sie ist gelblich, während die erste Darmspirale braun gefärbt erscheint).

Bei den regulären Seeigeln nehmen die beiden Darmspiralen einen zierlich undulirenden, regelmässig auf- und absteigenden Verlauf.

Die zweite Spirale geht ohne scharfe Grenze in den Enddarm über, welcher bei den Spatangoidea von der Mitte nach hinten verläuft. An seinem Anfangstheil zeigt er bei Echinocardium (flavescens) und Schizaster ein kleines Diverticulum.

Der mit Sand und Schlamm prall angefüllte Darm der Spatangoiden ist dicker, und seine Wandungen sind fester als bei den Regulares, wo man in ihm neben Schlamm gewöhnlich eine grosse Zahl einzelliger Algen etc. antrifft. Damit hängt auch die Verschiedenheit in den Mesenterien zusammen. Bei den regulären Seeigeln ist der Darm im Wesentlichen durch Mesenterien nur an die Schale befestigt, und diese Mesenterien sind zierlich arkadenförmig durchbrochen. Bei den Spatangoiden aber sind die Darmwindungen auch unter sich durch Mesenterien verbunden, und diese Mesenterien sind nicht durchlöchert.

Einzellige Drüsen verschiedener Art finden sich hauptsächlich im Epithel der ersten Darmabschnitte. Bei den Spatangoidea kommen im Anfangstheil der ersten Spiralwindung vielzellige flaschenförmige Darmdrüsen vor, die in der Bindegewebsschicht liegen und nur mit ihrem halsförmigen Ausführungsgang in das Darmlumen münden.

Besonderes Interesse beansprucht der bei fast allen Echinoidea vorkommende Nebendarm (Sipho). Ungefähr am Anfang der ersten Darmspirale zweigt er sich als ein enges Rohr vom Hauptdarm ab und mündet gegen das Ende der ersten Darmspirale, der er also ganz angehört, wieder in ihn ein. Der Nebendarm verläuft dabei immer an der (der Hauptaxe des Körpers zugekehrten) Innenseite des Hauptdarmes. Bei den Regulares folgt er in seinem Verlaufe dem Hauptdarm, bei den Clypeastroiden macht er hingegen eine Abkürzung. Bei den Spatangoiden zerfällt er in zwei Strecken, einen Anfangstheil, welcher eine Abkürzung macht, und einen zweiten Theil, welcher der Hauptdarmschlinge folgt.

Die Cidaroidea (Dorocidaris papillata) besitzen keinen gesonderten Nebendarm. Aber es ist sehr wahrscheinlich, dass er hier durch eine gegen das Darmlumen offene, also vom Darm noch nicht oder nicht mehr abgeschlossene, von zwei Falten begrenzte Längsfurche des Darmes repräsentirt wird. Sie findet sich in demselben Bezirk, wo sonst der Nebendarm vorkommt, und ebenfalls an der axialen Seite des Darmes.

Bei den Spatangoidengattungen Brissus, Brissopsis und Schizaster ist ein zweiter Nebendarm nachgewiesen worden, welcher dem Darm parallel verläuft.

Der Nebendarm zeigt im Wesentlichen dieselbe Structur wie der Hauptdarm. Es wurde von ihm, wie von dem Nebendarm gewisser Würmer, vermuthet, dass er im Dienste der Darmathmung stehe.

D. Crinoidea.

Der Darm der Crinoiden ist schlauchförmig. Er steigt vom Mund in den Kelch hinunter, indem er sich dabei (wenn wir den Körper von der Oralseite betrachten) in der Richtung des Uhrzeigers windet. Aus dem Grunde des Kelches steigt er wieder, immer die Windung in der Richtung des Uhrzeigers fortsetzend, gegen die Kelchdecke empor, um hier im Analinterradius in den Afterkegel einzutreten, diesen zu durchziehen und an seiner Spitze mit dem After nach aussen zu münden.

In seinem Verlaufe im Kelch macht der Darm eine ganze Umdrehung um die Hauptaxe (Fig. 763 B). Der Darm von Actinometra

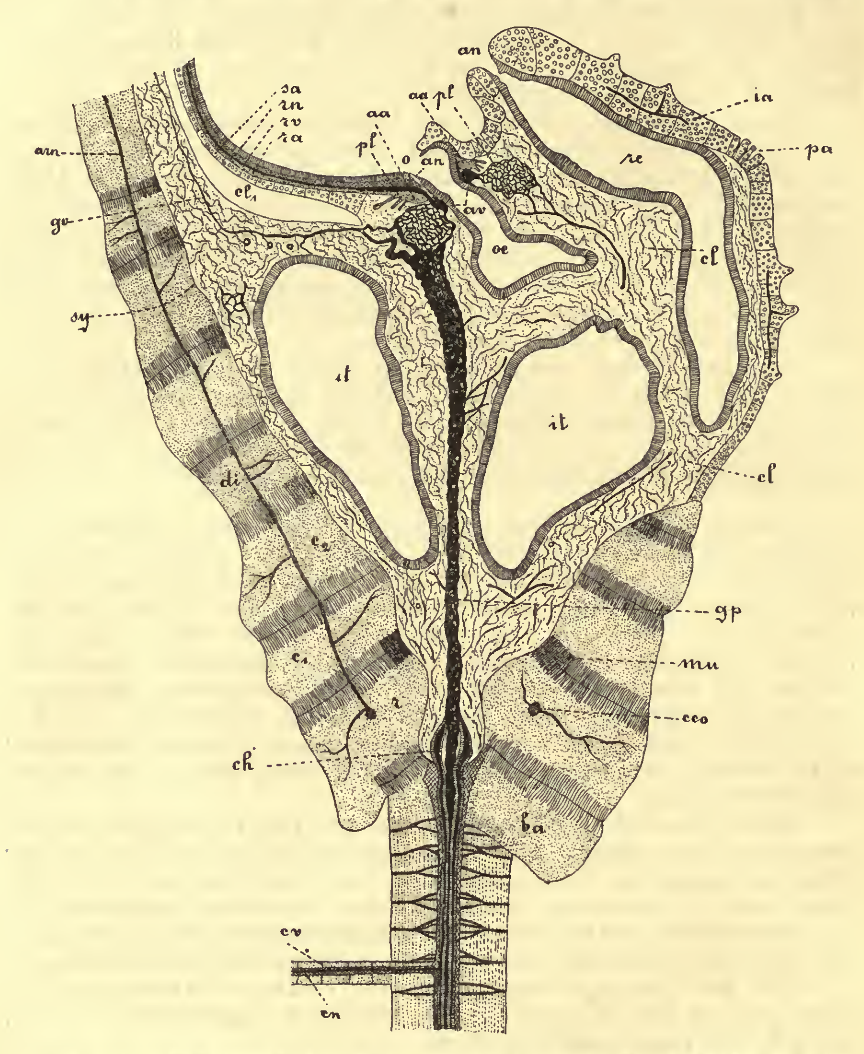


Fig. 765. **Radial-interradialer Schnitt in der Richtung der Hauptaxe durch den Kelch von Pentacrinus decorus**, nach P. H. CARPENTER, linke Hälfte radial, rechte interradial, schematisirt. Die Figur ist in manchen Punkten veraltet und unrichtig. Man beachte das im Folgenden durch besonderen Druck Hervorgehobene. *sa* Subambulacralplättchen, *rn* radiärer Nervenstrang (schraffirt), *rv* radiärer Pseudohämalkanal (schwarz dargestellt), *ra* Radialkanal des Wassergefässsystems (punktirt), cl_1 Armcölom, *pl* schwammiges Organ des Blutgefässsystems, *aa* Ringkanal des Wassergefässsystems, *o* Mund, *aa* Nervenring, *ar* Blutgefässring?, Pseudohämalring?, *an* After, *re* Enddarm, *ia* Plättchen der Interambulacralfelder, *pa* Kelchporen, *cl* das von einem schwammigen Maschenwerk durchsetzte Cölom, *it* Darmwindungen (durchschnitten), *gp* Axenorgan, *mu* Muskeln, *cco* Nervencommissur zwischen den Axensträngen, *ba* Basale, *cv* Cirruskanal, *cn* Cirrusnerv, *ch* gekammerter Sinus mit dem Centrum des apicalen Nervensystems, *r* Radialplatte, c_1, c_2 erstes und zweites Costale, *di* Distichale, *sy* Syzygialnaht, *gv* Genitalkanal, *arn* apicaler Nervenstrang der Arme.

bildet eine auffallende Ausnahme von dieser Regel, indem er in derselben Windungsrichtung wie bei den übrigen Crinoiden bis vier Umdrehungen macht (Fig. 763 C). Man erinnert sich, dass Actinometra auch darin von allen anderen Crinoiden abweicht, dass der Mund excentrisch in der Kelchdecke liegt.

Der unten im Kelch liegende Abschnitt des Darmes ist bisweilen etwas erweitert und wird dann als Magen bezeichnet. Der Darm zeigt bei Rhizocrinus und Bathycrinus an seiner Aussenseite interradial gelagerte Ausbuchtungen. Aehnliche Ausstülpungen kommen in grosser Zahl an der (der Axe des Kelches zugekehrten) Innenseite des Darmes von Antedon vor. Ein solches Diverticulum von besonderer Grösse und selbst wieder verästelt wurde als Leberblindsack bezeichnet. Man hat diese Bezeichnung nicht zu ernst zu nehmen.

Der feinere Bau des Darmes stimmt im Wesentlichen mit demjenigen anderer Echinodermen überein. Das Darmepithel ist überall bewimpert mit Ausnahme einer Strecke im Enddarm. Die Darmmusculatur ist schwach oder gar nicht entwickelt mit Ausnahme der Mundgegend und am Enddarm, wo es zu Sphincterbildungen kommt. Der Analkegel besteht aus der Leibeswand aussen und der Enddarmwand innen. Zwischen beiden ist die reducirte Leibeshöhle von radiär gestellten Bindegewebssträngen durchsetzt.

E. Asteroidea (Fig. 766).

Der vom Skelet freigelassene Mundbezirk wird von einer weichen Mundhaut überspannt, in deren Mitte der Mund liegt. Der Mund kann geöffnet werden durch Muskeln, welche radiär von ihm aus in die Mundhaut ausstrahlen; er kann geschlossen werden durch Ringmuskelfasern, die in seinem Umkreise in der Mundhaut und im Schlund verlaufen.

Der Mund führt in einen Schlund, welcher senkrecht in die Höhe steigt, sich dabei rasch erweitert und ohne scharfe Grenze in den Magensack übergeht.

Bei Echinaster sepositus besitzt der Schlund in seinem Umkreise 10 Ausstülpungen, deren Wand sehr stark gefaltet und deren (inneres) Epithel sehr stark drüsig ist.

Der häutige Magensack ist bei den Seesternen sehr geräumig; er füllt die ganze Scheibe aus. Seine Wandung ist unregelmässig gefaltet, ausgebuchtet; sie ist mit der Scheibenwand durch Mesenterialstränge theils bindegewebiger, theils musculöser Natur verbunden.

In den oberen (apicalen) Theil des Magensackes münden 5 Paar Armdivertikel (radiale Blindsäcke, Leberanhänge) ein, welche sich je nach den Familien, Gattungen und Arten mehr oder weniger weit in die Arme hinein erstrecken, in jeden Arm ein Paar. Diese Divertikel des Magensackes (die sich ontogenetisch relativ spät aus ihm ausstülpen) sind im Allgemeinen folgendermaassen gebaut. Ein jedes Divertikel besteht aus einem medianen, in der Längsrichtung des Armes verlaufenden Sammelschlauch, welcher alternirend nach rechts und links Seitenschläuche abgiebt. In jeden Seitenschlauch münden von beiden Seiten dicht gedrängt angeordnete Drüsenläppchen ein, so dass also die secernirende Oberfläche eine sehr grosse ist.

Bei den Echinasteriden und Asteriniden schwillt der Sammelschlauch zu einem ansehnlichen Sack an.

An der Stelle, wo der Magensack sich zu dem kurzen Enddarm verjüngt, also ganz oben im Apex der Scheibe, ist er noch einmal mit Divertikeln ausgerüstet. Diese Rectaldivertikel, deren Zahl, Anordnung und Grösse nicht nur specifischen, generischen etc., sondern häufig auch individuellen Variationen unterliegen, sind im Allgemeinen jedoch viel kleiner als die Armdivertikel des Magens, mit denen sie sonst in ihrem Bau übereinstimmen.

Der After fehlt nur bei den Astropectiniden. Sonst liegt er etwas excentrisch (nie genau am Apicalpol) in demjenigen Interradius,

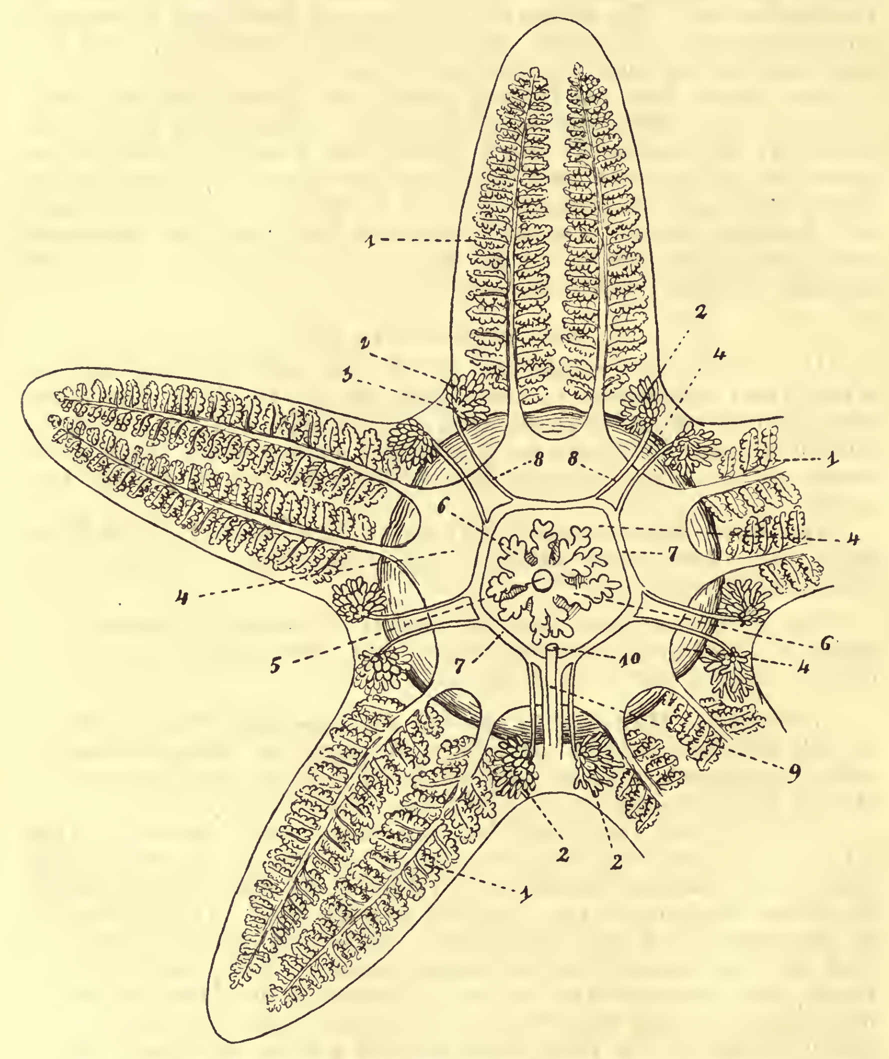


Fig. 766. **Darmkanal und Geschlechtsorgane eines Seesternes**, schematisch. 1 Armdivertikel des Darmes, 2 Gonaden, 3 Gonadenbasis, welche der Stelle der Gonadenmündung entspricht, 4 Magensack, 5 After, 6 Rectaldivertikel, 7 apicaler Ringsinus und Ringstrang, 8 die 10 von diesen zu den Gonaden verlaufenden radiären Sinusse und Stränge, 9 Steinkanal im Axensinus, 10 Madreporit.

welcher auf den Madreporiteninterradius in der Richtung des Uhrzeigers zunächst folgt, wenn man die Scheibe von der Apicalseite betrachtet.

Was die feinere Structur des Seesterndarmes betrifft, so mögen folgende wenige Bemerkungen Platz finden. Das Darmepithel ist bewimpert. Neben gewöhnlichen Epithelzellen kommen Drüsenzellen allgemein verbreitet vor: Becherzellen oder Schleimzellen und Körnchenzellen. Besonders die letzteren scheinen die verdauenden Fermente abzusondern; sie prädominiren am Anfangs- und am Endtheile des Darmes, ganz besonders aber in seinen Arm- und Rectaldivertikeln. Die Muskelschicht ist am Oesophagus, am Enddarm und an den Rectaldivertikeln ordentlich entwickelt, weniger stark am Magen und gar nicht an seinen Armdivertikeln.

In welcher Weise die Armdivertikel des Magensackes an der apicalen Armwand aufgehängt sind, wurde schon p. 1031 gezeigt.

Die Seesterne leben räuberisch von anderen Meeresthieren, vornehmlich Muscheln und Schnecken. Sie stülpen dabei ihren Magen grossentheils aus der Mundöffnung hervor und umhüllen damit ihre Beute. Das dabei abgesonderte Secret (der Schleimdrüsenzellen) scheint giftige und zersetzende Wirkung zu haben. Die Opfer sterben rasch ab und werden in den in der Scheibe zurückbleibenden Theil des Magens befördert, wo

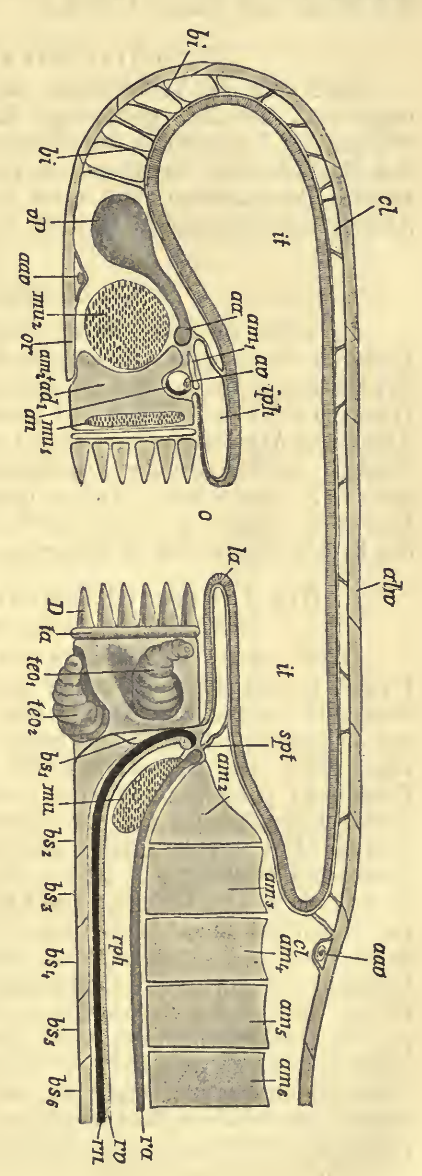


Fig. 767. Interradial-radialer Schnitt durch die Scheibe und die Basis eines Armes eines Ophiuroideen, in der Richtung der Hauptaxe. Linke Hälfte interradial, rechte radial, nach Ludwig. *mu*, mu_1, mu_2 Muskeln des Mundskelets, *an* (schwarz) Nervenring, $am_2 + ad_1$ Mundeckstücke, *or* orale = ventrale Scheibenwand, *aav* apicaler Ringsinus mit Ringstrang (siehe Text), *vP* Poli'sche Blase, *bi* Mesenterialfäden zwischen Magensack und Scheibenwand, *cl* Cölom, *alw* apicale Scheibenwand, *ra* Radialkanal des Wassergefässsystems, *rph* radiärer Pseudohämalkanal, *rv* Fortsetzung des Axenorgans in den Arm?, radiäres Blutgefäss?, *rn* radiärer Nervenstrang des oralen Systems, bs_1—bs_6 erstes bis sechstes Bauchschild, teo_1 und teo_2 erster und zweiter Mundtentakel, *ta* Torus angularis, *D* Zähne, *o* Mundhöhle, *la* Eingang zum Magensack, *iph* Peripharyngealsinus, am_1 Peristomalplatten, *aa* Wassergefässring, *it* Magensack, am_2—am_6 zweiter bis sechster Armwirbel, *spt* Septum zwischen Leibeshöhle und Peripharyngealsinus.

sie der verdauenden Wirkung der von den Körnerdrüsen abgesonderten Secrete unterliegen.

Das Ausstülpen des Magens geschieht durch die Körpermusculatur der Scheibe; das Zurückziehen durch die zum Theil musculösen Mesenterialbänder, welche ihn an der Scheibenwand befestigen.

Die Afteröffnung dient jedenfalls nicht zur Entleerung sämmtlicher Fäcalmassen. Dass grosse Stücke, wie Muschel- und Schneckenschalen, die man im Magensack von Seesternen antrifft, durch die enge Afteröffnung entleert werden, ist unmöglich; sie werden wohl wieder durch den Mund nach aussen befördert.

F. Ophiuroidea (Fig. 767 und 769).

Hier sind die Verhältnisse am einfachsten. Die vom Mundskelet umgrenzte, ziemlich geräumige Mundhöhle führt in den Magensack, welcher die Leibeshöhle der Scheibe erfüllt, soweit dieselbe nicht von den Bursaltaschen in Anspruch genommen ist. Ein After fehlt. Besondere Darmanhänge, die etwa den Arm- oder Rectaldivertikeln der Asteroideen entsprechen würden, fehlen.

XV. Respirationsorgane.

Es existiren keine durch den ganzen Stamm der Echinodermen hindurch homologen Athmungswerkzeuge. Zum Zwecke der Athmung werden Körpertheile, die zu den verschiedensten Organen und Organsystemen gehören, benutzt und zweckentsprechend um- und ausgebildet. Alle diese Athmungsorgane (mit Ausnahme der Kiemenbäume der Holothurien) werden bei den Organsystemen, zu denen sie morphologisch gehören, besprochen. Weiter unten folgt eine Uebersicht derselben. Hier aber müssen noch besondere Athmungsorgane besprochen werden, die in der Klasse der Holothurien vorkommen.

Die (inneren) Kiemenbäume der Holothurien
(Fig. 752, p. 1042, und Fig. 764, p. 1067).

Diese auch als Wasserlungen oder als baumförmige Organe bezeichneten Gebilde stellen sich dar als zwei baumförmig verästelte, zartwandige Kanäle oder Röhren, welche rechts und links in der Leibeshöhle liegen und hinten in den vorderen Theil der Kloake einmünden. Die Einmündung der beiden Hauptstämme in die Kloake (Enddarm) geschieht entweder gesondert, oder es vereinigen sich die beiden Hauptstämme vor der Einmündung zu einem gemeinsamen Abschnitt. Die letzten Zweige der Kiemenbäume endigen mit bläschenförmigen Erweiterungen, und auch an den verschiedenen Aesten selbst sitzen solche „Ampullen". Die Kiemenbäume erstrecken sich, wenn sie gut entwickelt sind, in der Leibeshöhle bis ganz nach vorn und sind dabei von Stelle zu Stelle durch Muskel- oder Bindegewebsfäden an den benachbarten Organen: Leibeswand, Darm, Pharynx, Mesenterien befestigt. Bei vielen Aspidochiroten wird der linke Kiemenbaum in der p. 1043 erörterten Weise vom Wundernetz des Blutgefässsystems umsponnen. Die zarte Wand der Organe besteht aus einem inneren flachen, bewimperten Epithel, einer dünnen Bindegewebsschicht, einer Muskelschicht, in welcher bald deutlich, bald weniger deutlich eine innere Längsfaser- und eine äussere Ringfaserlage zu erkennen ist, und schliesslich dem wimpernden Endothel der Leibeshöhle.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die Kiemenbäume wirklich im Dienste der Respiration stehen. Nach regelmässigen Pausen strömt Wasser durch die Kloake in sie ein, und von Zeit zu Zeit wird es wieder, getrübt durch beigemengte und mitgeschlemmte Fäcalmassen, durch den After ausgestossen.

Kiemenbäume fehlen bei allen Paractinopoda (Synaptiden), den Pelagothuriden und den Elasipoden, wenn nicht bei letzteren der im Abschnitt über den Darm erwähnte Blindsack des Enddarmes eine rudimentäre Kieme darstellt.

Uebersicht über die Athmungsorgane der Echinodermen.

a) Holothurioidea Actinopoda (excl. Elasipoda und Pelagothuriidae).
   1. Die Kiemenbäume, die in die Kloake münden.
   2. Die Mundtentakel, event. in accessorischer Weise auch zartwandige Ambulacraltentakel.

b) Holothurioidea Paractinopoda und Pelagothuriidae.
   Die gesammte Körperwand und die Mundtentakel. Die Athmung wird unterstützt durch die Circulation der Leibesflüssigkeit, welche durch die Wimperurnen unterhalten wird.

c) Echinoidea.
   1. Die äusseren Kiemen als Ausstülpungen des Peripharyngealsinus, vergl. p. 1033.
   2. Die Ambulacralfüsschen, besonders diejenigen an der apicalen Oberfläche des Körpers und in specie die Kiemententakel auf den Petalodien, vergl. p. 1024.
   3. Der Nebendarm, in welchem, wenigstens bei den regulären Seeigeln, eine Wasserströmung stattfindet, welche das im Hauptdarm vor sich gehende Verdauungsgeschäft nicht stört, vergl. p. 1071.

d) Asteroidea.
   1. Die Papulae vergl. p. 1030.
   2. Die Ambulacralfüsschen.

e) Ophiuroidea.
   1. Die Bursae (Athem- und Genitalkammern).
   2. Die Ambulacraltentakel.

f) Crinoidea.
   1. Die Ambulacraltentakel.
   2. Der Analtubus (Analkegel), welcher unter deutlichen Bewegungen alternirend Wasser aufnimmt und abgiebt.

XVI. Die CUVIER'schen Organe der Holothurien
(Fig. 764 $_{22}$, p. 1067).

Mit dem Endabschnitt der Kiemenbäume stehen bei gewissen Holothurien eigenthümliche Anhangsgebilde in Verbindung, die als CUVIER'sche Organe bezeichnet werden. Sie finden sich vorwiegend bei Aspidochiroten (besonders bei Arten der Gattungen Holothuria und Mülleria) und nur ganz vereinzelt bei anderen Holothurioideen

(Molpadia chilensis, Cucumaria frondosa). Die Cuvier'schen Organe kommen bei den Arten, die damit ausgerüstet sind, gewöhnlich in grosser Anzahl, bis gegen 100, vor. Wie schon erwähnt, stehen sie gewöhnlich mit dem Endabschnitt der Kiemenbäume in Verbindung; sie können aber auch an den Hauptstämmen derselben höher hinaufrücken und sogar auf ihre Zweige übertreten.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie morphologisch umgewandelte Zweige der Kiemenbäume darstellen; die Structur ihrer Wandung stimmt in den groben Grundzügen mit derjenigen dieser letzteren Organe überein.

Man unterscheidet zweierlei Arten Cuvier'scher Organe: 1) drüsige und 2) nicht-drüsige.

Die drüsigen Cuvier'schen Organe sind gestreckte Schläuche, deren sehr enger Axenkanal in den Endabschnitt der Kiemenbäume sich öffnet. Der Axenkanal nimmt einen spiraligen Verlauf. Er ist von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet. Darauf folgt nach aussen eine sehr dicke Bindegewebsschicht, die in Form einer Spiralfalte in den Axenkanal vordringt. Die nächstfolgende Schicht besteht aus inneren, isolirt verlaufenden Ringmuskel-, und äusseren, zu kleinen Bündeln vereinigten Längsmuskelfasern. Nach aussen von der Muskelschicht kommt wieder eine Bindegewebsschicht, und diese ist gegen die Leibeshöhle zu überzogen von einer eigenthümlich entwickelten Drüsenschicht, die jedenfalls das drüsig modificirte Endothel der Leibeshöhle darstellt.

In dieser Drüsenschicht sind die Zellen nur noch an ihren Kernen zu erkennen, indem keine Zellgrenzen wahrgenommen werden können. Sie ist dicht erfüllt von Secretkörnern. In der bindegewebigen Wandung finden sich Wanderzellen und Kalkkörperchen.

Die Holothurien werfen die Cuvier'schen Organe mit Vehemenz durch die Kloake aus, wenn sie gereizt werden. (Die Reizbarkeit der Holothurien, die sich in diesem Auswerfen äussert, ist bei verschiedenen Formen sehr verschieden gross.) Dabei werden die Schläuche nicht etwa umgekrempelt, sondern sie werden so, wie sie in der Leibeshöhle sind, in toto ausgeworfen, wahrscheinlich durch einen Riss in der Kloakenwand. Beim Auswerfen wird jedenfalls Wasser aus den Kiemenbäumen in den Axenkanal der Schläuche hineingepresst. Die herausgequollenen Cuvier'schen Organe zeichnen sich aus: 1) durch ihre ausserordentlich grosse Klebrigkeit; 2) durch ihre ausserordentlich grosse Ausdehnungsfähigkeit. Man kann sie bis auf das 30-fache und darüber ausziehen. Die Klebrigkeit wird jedenfalls durch die Secretkörnchen der Drüsenschicht bedingt. Vermöge dieser Eigenschaften sind die ausgeworfenen Cuvier'schen Organe Vertheidigungsmittel, indem sie am Körper von Feinden haften bleiben, hemmen und lähmen sie deren Bewegungen. Sie sind aber vielleicht auch Angriffsmittel, indem gefangene und festgehaltene Thiere absterben, zerfallen und so der Holothurie willkommene Nahrung liefern.

Die nicht-drüsigen Cuvier'schen Organe sind entweder schlauchförmig, wie die drüsigen, oder verästelt. Sie sind meist mit gestielten Bläschen besetzt. Das platte Endothel der Leibeshöhle, welches sie überzieht, ist in keiner Weise drüsig entwickelt. Die Rolle dieser nicht drüsigen, und in Folge dessen auch nicht klebrigen Organe ist völlig räthselhaft.

XVII. Excretion.

Besondere Excretionsorgane fehlen durchaus bei allen Echinodermen. Es ist wahrscheinlich, dass an den athmenden Oberflächen des Körpers neben der Abscheidung von Kohlensäure auch Absonderung flüssiger Excrete auf osmotischem Wege geschieht. Im übrigen betrachtet man als geformte Excretionsproducte gefärbte, bisweilen krystallinische Körnchen, die in den verschiedensten Körpertheilen, vorwiegend in ihren bindegewebigen Schichten, bei den meisten Echinodermen angetroffen werden. Sie scheinen an diesen Stellen zu verbleiben, was man daraus schliesst, dass sie bei alten Thieren in viel grösserer Masse vorhanden sind, als bei jungen. Sie werden auch im Inneren der Wanderzellen angetroffen, und es würde sich vielleicht doch noch verlohnen, genau zu untersuchen, ob nicht diese Wanderzellen, die bis in das Körper- und Darmepithel vordringen, bei der Excretion eine Rolle spielen.

XVIII. Die Sacculi der Crinoiden.

So wurden eigenthümliche Gebilde genannt, welche bei gewissen Crinoiden in grosser Zahl dicht unter der Haut vorkommen und zwar vorzugsweise am Rande der Nahrungsfurchen der Pinnulae, der Arme und der Scheibe, seltener anderswo (Darmwand, Mesenterien). Es handelt sich um kuglige Säcke, die dicht unter der Oberfläche liegen, aber keine äussere Mündung haben, und die dicht mit stark lichtbrechenden, im Leben farblosen, nach dem Tode rothen Kügelchen erfüllt sind. Bei genauerer Untersuchung ergiebt es sich, dass diese Kügelchen, wenigstens anfänglich, in Zellen eingeschlossen sind, in deren von der Oberfläche abgewendeter Basis der Kern liegt. Man hält diese Zellen für Bindegewebszellen.

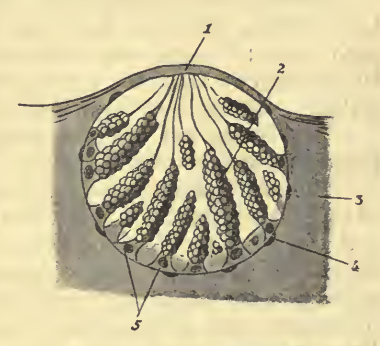


Fig. 768. Schema eines Sacculus. 1 Oberflächliche über den Sacculus hinwegziehende Hautschicht, 2 Körnerhaufen im Inneren von besonderen Zellen, 5 die Kerne dieser Zellen, 4 Kerne der angrenzenden Cutis 3.

Nach neueren ontogenetischen Untersuchungen aber wäre jedes einzelne Kügelchen das Umwandlungsproduct einer Mesenchymzelle, und die Sacculi wären bei ihrem ersten Auftreten Häufchen solcher Zellen.

Sacculi kommen besonders zahlreich bei allen Antedon-Arten vor, aber auch bei Eudiocrinus, Promachocrinus, Pentacrinus, Rhizocrinus, Bathycrinus finden sie sich. Dagegen fehlen sie bei Actinometra, Thaumatocrinus und Holopus. Ihre Bedeutung ist nicht nachgewiesen. Nachdem die verschiedenen Autoren sie als Kalkdrüsen, Excretionsorgane, Gruppen einzelliger Algen, Schleimdrüsen betrachtet haben, geht die neueste Ansicht dahin, dass die Kügelchen in Bindegewebszellen abgelagerte Proteïnkörperchen, Reservestoffe seien, die gelegentlich, etwa bei der Regeneration abgebrochener Arme oder bei der Regeneration der Eingeweide aufgebraucht werden.

Bei anderen Echinodermen wurden Einschlüsse von Wanderzellen (besonders jener Zellen, welche in der Tiefe der Holothurienhaut so zahlreich angehäuft sind) ebenfalls als Reservenahrungsstoffe in Anspruch genommen.

XIX. Geschlechtsorgane.

A. Allgemeine Morphologie.

Mit seltenen, besonders zu besprechenden Ausnahmen sind die Echinodermen getrenntgeschlechtlich.

Die Geschlechtsorgane zeichnen sich durchgehends durch grosse Einfachheit aus, die sich kundgiebt:

1) in dem vollständigen Fehlen irgendwelcher Copulationsorgane. Die Geschlechtsproducte werden nach aussen entleert und die Befruchtung findet im Meerwasser statt (ausgenommen sind die besonders zu besprechenden Fälle von Brutpflege).

2) Die Einfachheit bekundet sich ferner in dem vollständigen Fehlen von accessorischen Drüsen, von Erweiterungen oder Ausbuchtungen der Leitungswege, von complicirten Einrichtungen zur Ernährung der reifenden Geschlechtsproducte.

Es bestehen die Geschlechtsorgane aus verschieden gestalteten Schläuchen, in deren Innerem Spermatozoen oder Eier reifen, die durch einfache Ausführungskanäle ihren Weg nach aussen finden.

Diese Gonadenschläuche liegen in irgend einem Abschnitt der Leibeshöhle, und ihre Wand besteht im complicirtesten Falle von aussen nach innen: 1) aus dem Endothel der Leibeshöhle, 2) aus einer dünnen Muskelschicht, 3) einer Bindegewebsschicht, und 4) dem inneren Keimepithel. Häufig fehlt die Muskelschicht.

Mit Bezug auf die Morphologie der Geschlechtsorgane zerfallen die Echinodermen in zwei Gruppen.

In der einen grossen Hauptgruppe, zu welcher die Echinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea und Crinoidea gehören, sind die Gonaden — eine jede mit ihrem Geschlechtsleiter und ihrer Geschlechtsöffnung — in Mehrzahl vorhanden und folgen in ihrer Anordnung dem strahlenförmigen Körperbau. Dabei zeigen sie innige Beziehungen zum Axenorgan (oder zur Wand des Axensinus). Ist das Axenorgan — so etwa hat man sich ausgedrückt — der Stamm, so sind die Gonaden als directe Fortsetzungen desselben die fruchtbaren Zweige, an denen als Früchte die Geschlechtsproducte reifen.

Der directe organische Zusammenhang zwischen Axenorgan und Gonaden persistirt zeitlebens bei den Asteroideen, Ophiuroideen und vielleicht auch den Crinoideen, bei den Echinoideen existirt er im Verlaufe der Ontogenie, ist aber beim erwachsenen Thiere aufgehoben.

Die zweite Gruppe bilden die Holothurien, bei denen kein Axenorgan und kein Axensinus vorkommt. Die Geschlechtsorgane bestehen aus einer einzigen Quaste von Gonadenschläuchen. Die Quaste liegt in der Leibeshöhle im medianen (dorsalen) Interradius und entsendet einen im dorsalen Mesenterium nach vorn verlaufenden Geschlechtsleiter, welcher im vorderen Körperbezirk, oft sehr nahe dem Munde, nach aussen mündet.

Es existirt bei den Echinodermen kein Unterschied im makroskopischen Bau und Habitus der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane. In einigen Fällen zeichnen sie sich jedoch zur Zeit der Reife durch verschiedene Färbung aus.

Secundäre Sexualcharaktere sind nur in sehr seltenen Fällen bekannt geworden.

B. Holothurioidea (Fig. 752, p. 1042 u. Fig. 764, p. 1067).

Die Gonaden sind bei allen Holothurien als ein einziges Büschel von Geschlechtsschläuchen entwickelt, welches im dorsalen Interradius liegt. Alle Schläuche des Büschels convergiren gegen eine Stelle, die Gonadenbasis, welche im dorsalen Mesenterium liegt. Der oft etwas erweiterte Hohlraum dieser Gonadenbasis ist ein Sammelraum, in welchen alle Geschlechtsschläuche einmünden und ihre Geschlechtsproducte entleeren.

Die Gonadenschläuche sind entweder einfach oder verästelt, ihrer Zahl und Grösse nach variiren sie innerhalb ansehnlicher Grenzen je nach den Arten und je nach dem Reifezustand der Thiere. Sie können an Länge den Körper übertreffen. Gewöhnlich hängen sie von der Gonadenbasis zu beiden Seiten des Mesenteriums in die Leibeshöhle hinein, doch giebt es auch Fälle, wo sie nur einseitig, und zwar auf der linken Seite des Mesenteriums, entwickelt sind (z. B. bei Holothuria, Mülleria, Labidodemas unter den Aspidochiroten und bei manchen Elpidiidae). Die Gonadenbasis liegt in der vorderen Körperhälfte, dem vorderen Körperende oft sehr genähert (besonders bei Synaptiden und Molpadiden, aber auch bei vielen Aspidochiroten und Dendrochiroten).

Von der Gonadenbasis verläuft der Geschlechtsleiter im dorsalen Mesenterium eine grössere oder kleinere Strecke weit nach vorn, um in der vorderen Körperhälfte, im Einzelnen aber in einem sehr verschieden grossen Abstande vom Vorderende, die Leibeswand in der dorsalen Mittellinie zu durchsetzen und mit der einfachen, seltener vielfachen Geschlechtsöffnung nach aussen zu münden.

Am grössten ist der Abstand der Genitalöffnung vom vorderen Körperende bei den Elasipoden, er wird kleiner bei den Aspidochiroten. Bei den Molpadiiden und Synaptiden liegt die Geschlechtsöffnung unmittelbar hinter dem Fühlerkranz und bei den Dendrochiroten rückt sie in den Fühlerkranz, ja sogar auf die Innenseite desselben hinein. Nur bei Psychropotes longicauda befindet sie sich hinter der Körpermitte.

Die Geschlechtsöffnung ist meist wenig auffällig. Gelegentlich findet sie sich auf der Spitze einer Genitalpapille, die bei Arten der Gattungen Thyone und Cucumaria nur dem Männchen zukommt, was bei ihnen einen leichten sexuellen Dimorphismus bedingt.

Ganz ausnahmsweise kommen (bei gewissen Elasipoden) mehrere (2, 4, 8, 16) Genitalöffnungen vor. Sie gehören aber zu einer und derselben Gonade und zu einem Geschlechtsleiter. Dieser letztere theilt sich dann, bevor er ausmündet, dichotomisch in so viele Zweige, als Genitalöffnungen vorhanden sind.

C. Asteroidea (Fig. 766, p. 1074).

Die Geschlechtsorgane sind entwickelt als 5 Paar Büschel von Gonadenschläuchen oder als 5 Paar Reihen von Büscheln von Gonaden-

schläuchen. Die Büschel ragen frei in die Leibeshöhle vor, ihre Basis ist an der apicalen (dorsalen) Leibeswand befestigt, gewöhnlich am apicalen Rande der Supramarginalplatten oder auf diesem Niveau. Genau an dieser Stelle, d. h. an der Basis eines jeden Gonadenbüschels, durchsetzt der Ausführungsgang die Körperwand (zwischen zwei benachbarten Skeletstücken), um an der Oberfläche mit einer (seltener mit mehreren) Geschlechtsöffnung nach aussen zu münden. Die Geschlechtsöffnungen sind ganz unansehnlich und häufig nur zur Zeit der Geschlechtsreife, wenn die Geschlechtsproducte entleert werden, deutlich sichtbar.

Die Basis aller Gonadenbüschel steht noch beim erwachsenen Thiere mit dem Axenorgane in Zusammenhang. Man lese zunächst das über das Axenorgan und den Axensinus Gesagte nach. Das Axenorgan setzt sich an der inneren, dem Cölom zugekehrten, apicalen (dorsalen) Körperwand fort in einen fünfeckigen ringförmig um den apicalen Pol und um den After herum verlaufenden Strang, der dieselbe histologische Structur besitzt, wie es selbst. An jeder der 5 interradial gelagerten Ecken des Ringes entsendet er selbst wieder ein Paar einen peripheren Verlauf nehmender Stränge. Es sind also im Ganzen 5 Paar solcher vom Ringe ausstrahlender Stränge vorhanden; sie verlaufen an die Basis der 5 Paar Gonadenbüschel oder, wenn 5 Paar Reihen von Gonadenbüscheln vorhanden sind, von Büschel zu Büschel einer Reihe, ihre Basis verbindend.

Wie das Axenorgan vom Axensinus umgeben ist, so sind auch alle seine Derivate von einem Cölomsinus umgeben, einer directen Fortsetzung des Axensinus:

Der aborale ringförmige Strang liegt in einem ringförmigen Sinus, an seiner Wand durch ein Aufhängeband befestigt. Dieser Sinus setzt sich auch auf die 5 Paar Stränge fort, die vom ringförmigen Strang ausstrahlen; an der Gonadenbasis angekommen, setzt sich der Sinus auf alle einzelnen Gonadenschläuche bis an ihre Spitze fort. Die Gonadenschläuche haben also alle eine doppelte Wand, erstens einmal ihre eigene Wand, die mit den Ausläufern des Axenorganes in Zusammenhang steht, und zweitens eine äussere Wand, die eine Fortsetzung der Wand des Axensinus darstellt. Zwischen beiden Wänden herrscht der enge cölomatische Sinus, der durch die Sinusse der Genitalstränge mit dem ringförmigen Sinus und durch diesen mit dem Axensinus in offener Communication steht.

Auf die Beziehungen zwischen Gonaden, Axenorgan und Sinussystem wirft die Ontogenie helles Licht. Sie zeigt, dass bei ganz jungen Seesternen das Axenorgan apicalwärts auswächst und zunächst den Ringstrang bildet. Aus diesem knospen die Genitalstränge hervor, und aus den Genitalsträngen selbst wieder knospen die Büschel von Gonadenschläuchen, die anfänglich solide Wucherungen darstellen und erst secundär hohl werden. Und bei diesem ganzen Process treibt der auswachsende und schliesslich die Gonadenanlagen liefernde Axenstrang den Axensinus beständig vor sich her, so dass Ringstrang, Geschlechtsstränge und Geschlechtsschläuche von einem Sinus allseitig umgeben sind, der beständig mit dem Axensinus in offener Communication bleibt.

Da, wo an den Genitalsträngen ein Gonadenbüschel knospt, an der späteren Gonadenbasis, bildet sich später der von innen die Leibeswand durchbohrende Ausführungsgang.

Ueber die Form der einzelnen Gonadenbüschel ist nicht viel zu sagen. Die Geschlechtsschläuche, welche ein Büschel zusammensetzen, sind gewöhnlich nicht lang, häufig kurz sack- oder bläschenförmig, selten verästelt.

In höherem Maasse nimmt hingegen die Zahl und die Anordnung der Gonadenbüschel unser Interesse in Anspruch.

Im einfachsten Falle sind 5 Paar Gonadenbüschel vorhanden, wie dies z. B. in den Familien der Asterinidae, Solasteridae, Echinasteridae, Linckiidae, Asteriidae — soweit die Arten daraufhin untersucht sind — der Fall ist. Dabei liegen die 5 Paare entweder in der Scheibe, je ein Büschel zu Seiten eines jeden Interradius, oder sie rücken in die Basis der Arme hinein (Echinasteridae, Linckiidae). Mehr als 5 Gonadenpaare finden sich in den Familien der Astropectinidae, Pentacerotidae und Gymnasteriidae. Sie liegen entweder in der Scheibe in Reihen zu Seiten der Interradien, oder es erstrecken sich die 5 Paar Reihen von Gonadenbüscheln bis in die Arme hinein. Am weitesten gedeiht das letztere Verhalten bei Luidia, wo jederseits in jedem Arme eine Reihe von Gonadenbüscheln bis gegen die Spitze des Armes hinzieht, und wo auf jedes Skeletsegment 1—2 Paare Gonadenbüschel kommen.

In allen Fällen besitzt jedes Gonadenbüschel seine besondere Geschlechtsöffnung.

Im Allgemeinen ist diese Geschlechtsöffnung für jedes Gonadenbüschel einfach, es kommt aber auch vor (Asterias, Solaster), dass der die apicale Leibeswand durchsetzende Ausführungsgang sich verästelt und mit mehreren nahe bei einander liegenden Genitalporen ausmündet.

Von der Regel, dass die Geschlechtsöffnungen auf der Apicalseite der Scheibe oder Arme liegen, macht Asterina gibbosa eine Ausnahme. Hier liegen sie auf der Oralseite, was damit in Zusammenhang gebracht wurde, dass dieser Seestern die Eier nicht einfach ins Wasser entleert, sondern in Waben oder Platten an Steinen etc. befestigt.

Es ist schliesslich noch zu erwähnen, dass der aborale Ringsinus nicht immer einfach ist, sondern (z. B. bei Echinaster sepositus) sich in ein Ringgeflecht von Sinussen auflösen kann.

D. Ophiuroidea.

In Bau und Entwickeluug der Geschlechtsorgane zeigt sich eine grosse Uebereinstimmung mit den Asteroidea: Zusammenhang der Gonaden mit dem Axenorgan durch Vermittelung eines aboralen Ringstranges, Umhüllung der Gonaden und des Ringstranges durch cölomatische Sinusse, die mit dem Axensinus communiciren.

Der einzige, allerdings wichtige Unterschied wird bedingt dadurch, dass bei den Ophiuroideen die Gonaden nicht direct nach aussen münden, sondern dass sie sich vielmehr öffnen in 5 Paar grosse, sackförmige Einstülpungen der Körperwand in die Leibeshöhle der Scheibe, die ihrerseits wieder durch 5 Paar schlitzförmige Oeffnungen zu Seiten der Basaltheile der Arme auf der Unterseite (Oralseite) der Scheibe mit der Aussenwelt in Communication stehen. Die sackförmigen Einstülpungen der Körperwand in die Leibeshöhle sind die Bursae oder Bursaltaschen, ihre äusseren schlitzförmigen Oeffnungen die Bursalspalten (Genitalspalten), von denen schon p. 949 die Rede war (vergl. Fig. 626, p. 887 und Fig. 627, p. 888).

a) Die Bursae (Fig. 769 und 770)

sind grosse, dünnwandige Säcke, welche die Leibeshöhle der Scheibe im Umkreise des Magensackes occupiren. Ihre Wand ist an der Wand des Magensackes und der apicalen Leibeswand durch bindegewebige Stränge befestigt und besteht aus den nämlichen, aber stark verdünnten, Schichten, wie die Körperwand. Kalkkörper können in ihrer Bindegewebsschicht fehlen oder vorkommen. Das Binnenepithel der Bursae ist streckenweise stark bewimpert.

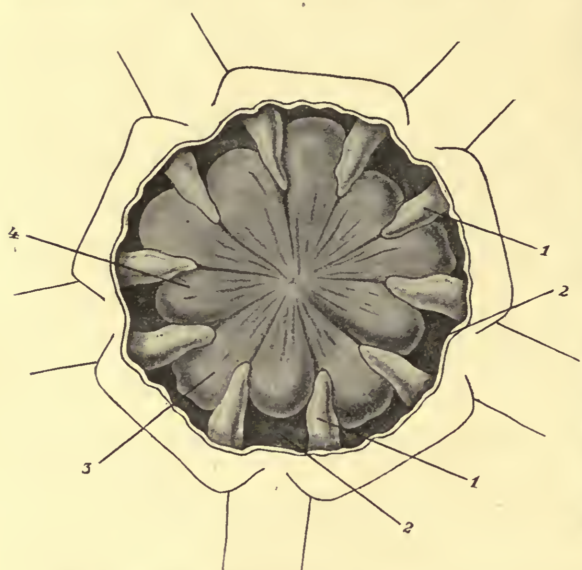


Fig. 769. **Magen und Bursae eines jungen Exemplares von Ophioglypha albida in ihrer natürlichen Lage in der Scheibe, deren Rückenwand abpräparirt ist. 1 Bursae, 2 Scheibenhöhle, 3 interradiale, 4 radiale Aussackungen des Magensackes. Nach Ludwig.**

Die äusseren Mündungen der Bursae, die Bursalspalten, liegen zu Seiten der in die Scheibe eingeschlossenen Anfangstheile der Arme. Zu jeder Bursa gehört gewöhnlich eine Bursalspalte, aber in der Gattung Ophiura (früher Ophioderma) finden sich jederseits an der Armbasis 2 Bursalspalten, eine distale und eine proximale. Es führen aber beide in eine und dieselbe Bursaltasche und man hat sich nur vorzustellen, dass die seitlichen Ränder einer gewöhnlichen einheitlichen Bursalspalte in der Mitte ihrer Länge verwachsen seien, um die doppelte Bursalspalte von Ophiura zu erhalten.



Fig. 770. **Theil eines dem in Fig. 769 dargestellten ähnlichen Präparates von Ophioglypha Sarsii, nach Entfernung des Magens und der Gonaden, nach Ludwig. Links ist auch die eine der beiden Bursae entfernt. 1 Rückenschilder des Armes, 2 dorsale Scheibenwand, 3 Bursa mit ihrem Endzipfel 4, 5 Peristom, 6 Wirbel in der Armbasis, 7 Bursalspange, 8 Reibe von Bursalplatten oder Bursalschuppen.**

Die Gonaden sitzen an der Wand der Bursaltasche, an ihrer der Leibeshöhle zugekehrten Seite (Fig. 772 und 773). Die Geschlechtsproducte werden in die Bursae und von hier durch die Bursalspalten

nach aussen entleert. Das ist aber nur eine Function und, wie es scheint, bei den meisten Ophiuroidea nur eine Nebenfunction der Bursae.

Die Bursae spielen vielmehr jedenfalls eine wichtige Rolle als Athmungsorgane. Meereswasser kann in sie hineintreten, und durch ihre dünne Wand hindurch kann der Gasaustausch mit der Leibesflüssigkeit stattfinden. Es wäre wichtig zu constatiren, dass (ähnlich wie im Mund und Schlund der Korallen) durch den einen Theil (etwa den proximalen) der Bursalspalte das Meereswasser hinein- und durch den anderen (etwa den distalen) hinausströmt. Vielleicht ist die proximale Bursalspalte jeder Bursa bei Ophiura Einströmungs-, die distale Ausströmungsöffnung.

Bei gewissen Ophiuroidea (z. B. Amphiura squamata, magelhanica, Ophiacantha vivipara, marsupialis, Ophioglypha hexactis, Ophiomyxa vivipara etc.) dienen die Bursae als Bruträume. Die Eier durchlaufen ihre ganze Entwickelung in ihnen, bis der junge Schlangenstern mit allen seinen Organen gebildet ist.

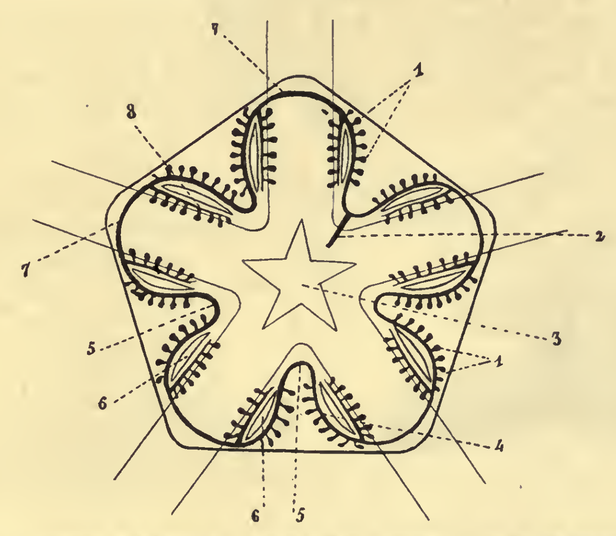


Fig. 771. Verlauf des aboralen Ringsinus mit dem in ihm enthaltenen Ringstrang bei den Ophiuroideen. Schema nach Ludwig. 1 Gonaden, 2 Axensinus mit Axenorgan, 3 Mund, 4 Ringsinus mit Ringstrang an der dem Interradius zugekehrten Seite der Wand einer Bursa, 5 interradialer (ventralwärts verlagerter) Theil des Ringsinus und Ringstranges, 6 Bursalspalte, 7 radialer (apicalwärts liegender) Bezirk des Ringsinus, 8 Seitenzweig desselben an die dem Radius zugekehrte Wand einer jeden Bursa.

b) Der Genitalapparat (Fig. 771—774).

Was nun den eigentlichen Genitalapparat anbetrifft, so nimmt der eigenthümliche Verlauf des apicalen Ringsinus mit dem in ihm enthaltenen Ringstrang unser besonderes Interesse in Anspruch. Sein Verlauf in 5 nach aussen gerichteten radialen, und 5 nach innen, d. h. oralwärts gerichteten interradialen Bogen erläutert am besten die Figur, welche den Ringsinus in der horizontalen Projection darstellt. In diesem undulirenden Verlauf steigt aber der Ringsinus an der inneren Wand der Scheibe abwechselnd von der Apicalseite zur Oralseite hinunter und

von da wieder zur Apicalseite in die Höhe, und zwar liegen die radialen Bogen apicalwärts, die interradialen und den Bursae benachbarten oralwärts!

Es steht dieser eigenthümliche Verlauf gewiss in Beziehung: 1) zu dem p. 1013 u. 1035 geschilderten, oralwärts gerichteten Verlauf des Axensinus, des Axenorganes und des Steinkanales, welcher mit seinem Madreporiten oralwärts ausmündet. Denn der Ringsinus ist die Fortsetzung des Axensinus und der Ringstrang die Fortsetzung des Axenstranges. Ob aber Axensinus und Axenorgan, indem sie sich oralwärts umbogen, den Ringsinus (zunächst gilt das freilich nur für den Madreporiteninterradius) interradial oralwärts zogen, oder ob umgekehrt der in den Interradien oralwärts verlagerte Ringsinus den Axensinus etc. nach unten zogen — welches die primäre Ursache der Verlagerung ist — lässt sich zur Zeit nicht einsehen. 2) Da die am Ringstrang knospenden Gonaden in die Bursae münden, die Bursae sich aber oralwärts nach aussen öffnen, erscheint es bis zu einem gewissen Grade erklärlich, dass der Ringstrang interradial zu den Bursae heruntersteigt.

Das ganze Problem wird durch folgende Fragen noch verwickelter: 1) Welches ist die ursprüngliche Function der Bursae? 2) Ist die ventrale Lage der Bursae die ursprüngliche? 3) Ist die Mündung der Gonaden in die Bursae vielleicht eine innerhalb der Ophiuroidea neu erworbene?

Fig. 772. Fig. 773.

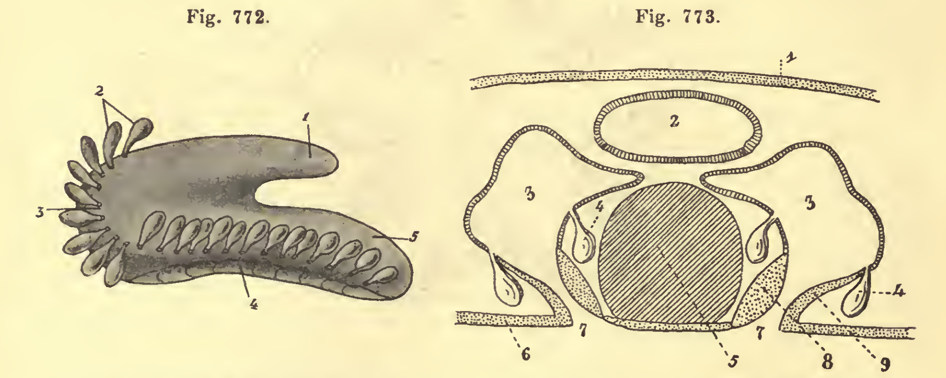


Fig. 772. Bursa von Ophioglypha, von der dem Interradius zugekehrten Seite gesehen. Schema nach LUDWIG. 1 Der sich auf die Rückenseite des Magensackes legende Zipfel der Bursa, 2 die der Bursalwand aufsitzenden Gonaden, 3 distaler (der Scheibenperipherie zugekehrter), 5 proximaler (dem Scheibencentrum zugekehrter) Abschnitt der Bursa, 4 die Reihe Bursalschuppen längs der Bursalspalte.

Fig. 773. Querschnitt durch die Scheibe eines Ophiuroideen (Ophioglypha) an der Basis eines Armes, nach LUDWIG. 1 Dorsale Scheibenwand, 2 Ausbuchtung des Magensackes, 3 Bursa, 4 Gonaden an der Bursalwand, 5 Armbasis, 6 ventrale Scheibenwand, 7 Bursalspalte, 8 Bursalspange, 9 Bursalschuppe.

Der eingebogene Theil des Ringstranges (mit dem Ringsinus, der ihn umschliesst) verläuft an jeder Bursaltasche an ihrer dem Interradius zugekehrten Wand. Er giebt aber auch einen Ast an die dem Radius (dem Arme) zugekehrte Wand ab, welcher an dieser Wand von ihrem peripheren bis zu ihrem proximalen Theile verläuft.

Es hat somit sowohl die dem Interradius zugekehrte (abradiale), wie die dem Arme zugekehrte (adradiale) Wand einer Bursa ihren

Genitalstrang. Der abradiale Genitalstrang jeder Bursa ist nur eine Strecke des apicalen Ringstranges, der adradiale ist ein Seitenzweig des Ringstranges. Diese 5 Paar adradiale Genitalstränge erinnern an die 5 Paar Genitalstränge der Asteroidea.

An den Genitalsträngen der Bursae nun sitzen die Gonadenschläuche, frei in die Leibeshöhle der Scheibe vorragend. Diese Gonadenschläuche sind entweder einfach, birnförmig und in grösserer Zahl an den Genitalsträngen aneinander gereiht, oder sie stehen in Büscheln zusammen, und es kommt dann je ein Gonadenbüschel auf die adradiale und die abradiale Wand der Bursaltasche.

Im ersteren Falle, der z. B. für Ophioglypha, Ophiomyxa, Ophiocoma gilt, stehen die beiden Reihen von Genitalschläuchen (die adradiale und die abradiale) ziemlich weit unten an der Bursalwand, nahe der Bursalspalte und mit ihren Rändern fast parallel. Es hat jeder Genitalschlauch seine besondere Oeffnung in die Bursa.

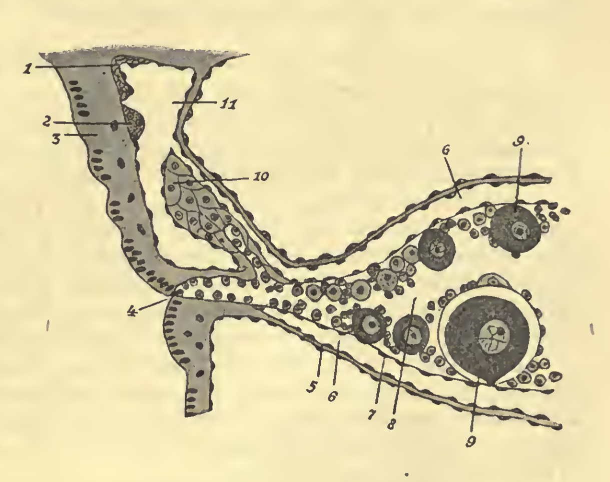


Fig. 774. Schnitt durch ein Ovarium eines Ophiuroideen (Ophioglypha lacertosa), nach CUÉNOT. 1 Quer durchschnittener Muskelstrang, 2 Nervenring, 3 Bursalwand, 4 Mündungsstelle des Ovariums in die Bursa, 5 Wand des Genitalsinus, 6 Genitalsinus, 7 die Gonadenwand überziehendes Endothel des Genitalsinus, 8 Gonadenhöhle, 9 reiferes Ei, 10 Ringstrang im aboralen Ringsinus 11.

Im zweiten Falle scheint die Insertionsstelle der beiden Gonadenbüschel (die Gonadenbasis) innerhalb des ventralen Bezirkes der Bursawand stark zu variiren, und es scheint für jedes Gonadenbüschel nur eine Oeffnung in die Bursa vorhanden zu sein (Ophiopholis, Ophiothrix).

Die Frage ist übrigens noch keineswegs entschieden, ob Genitalöffnungen als constante Gebilde bei den erwachsenen Schlangensternen vorkommen, oder ob sie nur zur Zeit der Reife gegen die Bursahöhle durchbrechen.

Die Gonadenschläuche entstehen als anfänglich solide Knospen aus den Genitalsträngen und treiben, indem sie entstehen, eine Ausbuchtung des die Genitalstränge beherbergenden Sinus vor sich her: es sind also auch hier die Gonadenschläuche von einem Genitalsinus umgeben, welcher mit dem Ringsinus und durch diesen mit dem Axensinus communicirt (Fig. 774).

Der Ringstrang ist durch ein dickes Band an der Wand des Ringsinus befestigt. Er ist solid und besteht aus zweierlei Arten von Zellen: 1) Zellen, die durchaus mit denjenigen des Axenorganes übereinstimmen, dessen Fortsetzung der Ringstrang ist. 2) In diese Zellen eingeschlossen findet sich im Ringstrang ein Strang von Zellen, die sich als Genitalkeimzellen erweisen (Rachis genitalis). Die Zellen der ersten Sorte treten im Ringstrang immer mehr zurück, die Zellen der zweiten

Sorte immer mehr in den Vordergrund, je mehr sich der Ringstrang den Gonaden nähert. Die ersteren setzen sich in die Gonadenschläuche selbst nicht fort, während die letzteren das Keimzellenmaterial der Gonaden liefern. Dass nach der Entleerung der Geschlechtsproducte eine Neubildung des Keimzellenmateriales von der Rachis genitalis aus, gewissermaassen durch Nachschub, stattfindet, ist recht wahrscheinlich.

Die Entwickelung des Geschlechtssystems vom Axenorgan und vom Axensinus aus verläuft ganz wie bei den Asteroidea.

Ophiactis virens, jene Form, welche durch die Fortpflanzung durch Theilung und durch die besonderen Verhältnisse der Anhänge des Wassergefässringes ausgezeichnet ist, ist die einzige Ophiuride, welcher die Bursae durchaus fehlen. Die Gonaden münden direct auf der Oralseite nach aussen.

E. Echinoidea (Fig. 739, p. 1010, und Fig. 751, p. 1034).

Stimmt das Genitalsystem der Seeigel der Anlage nach allem Anscheine nach — erneute Untersuchungen sind wünschenswerth — mit demjenigen der Seesterne und Schlangensterne überein, so zeigt es beim erwachsenen Thiere erhebliche Abweichungen.

Die Gonaden sind, wenigstens bei den regulären Seeigeln, in der Fünfzahl vorhanden und liegen im apicalen Bezirke der Leibeshöhle in den Interambulacren. Die 5 Geschlechtsleiter steigen gegen den Apex empor, durchbohren hier einen den Enddarm umkreisenden cölomatischen Ringsinus, durchsetzen die Genitalporen der Basalia und münden dann, bisweilen an der Spitze vorragender Genitalpapillen, nach aussen.

Die Gonaden. Es sind im reifen Zustande grosse, traubige Organe, die durch ein genau interradial gelagertes Hauptaufhängeband und durch verschiedentliche anderweitige Bindegewebsbänder an der inneren Schalenwand aufgehängt sind. Sie sind nicht von einem Genitalsinus umgeben.

Die Zahl der Gonaden ist ursprünglich fünf. Fünf Gonaden finden wir bei allen regulären Seeigeln (den Cidaroiden und Diadematoiden) und noch bei vielen Clypeastroiden. Bei den Spatangoideen, den Holectypoiden und manchen Clypeastroidea tritt eine Reduction in der Zahl der Gonaden ein, die sich zunächst darin kundgiebt, dass die hintere unpaare Gonade mit dem zugehörigen Genitalporus schwindet. Bei Spatangoiden kann die Reduction noch weiter gehen, indem auch die rechte vordere und in einzelnen Fällen auch die linke vordere Gonade verschwindet (Fig. 775).

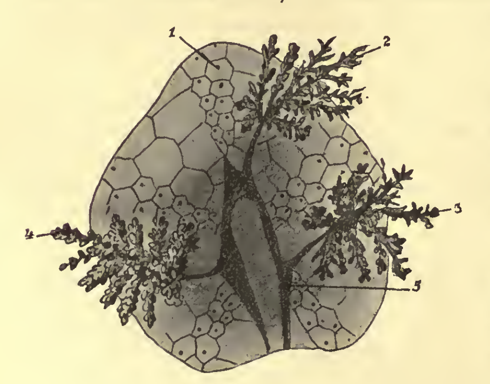


Fig. 775. Cystechinus vesica A. Ag. Apicaltheil der Schale, von innen, mit den drei Gonaden. 1 Vorderes Ambulacrum, 2 linke vordere, 3 linke hintere, 4 rechte hintere Gonade, 5 Ringsinus. Nach A. Agassiz.

Genaueres darüber findet man im Abschnitt über das Skeletsystem, besonders p. 908 u. ff., wo von den Genitalporen gesprochen wird. Dort

wurde auch ausgeführt, dass die Genitalporen durchaus nicht nothwendig auf die Basalia angewiesen sind.

Die Geschlechtsöffnung. Die Genitalpapille, auf deren Spitze die Geschlechtsöffnung liegt, ist namentlich bei den Spatangoiden gut entwickelt.

Der Ringsinus umkreist den After mit den Periproctalsinussen, ferner den Steinkanal und den Axensinus. Seine Wand wird gebildet einerseits durch die apicale Schalenwand, andererseits durch eine ringförmige Bindegewebslamelle, die auf beiden Flächen von Endothel ausgekleidet ist, an der apicalen Fläche vom Endothel des Ringsinus, an der oralen vom Endothel der allgemeinen Leibeshöhle.

Die untere Wand des apicalen Ringsinus ist bei Dorocidaris durchbrochen, so dass hier der Ringsinus mit der allgemeinen Leibeshöhle in offener Communication steht.

Sonst ist der Ringsinus bei den erwachsenen Echinoidea nach allen Seiten vollständig abgeschlossen.

Beim erwachsenen Thiere ist keine Spur mehr von einem im Ringsinus eingeschlossenen Ringstrang vorhanden. Es ist somit die Verbindung zwischen Axenorgan und Gonaden aufgehoben.

F. Crinoidea (Fig. 776).

Bei den Crinoiden werden die Arme von einem Genitalstrang durchzogen, welcher sich mit den Armen verästelt und in ihre letzten Zweige, die Pinnulae, eintritt. Während dieser Genitalstrang, der sich schon unter den Nahrungsfurchen der Kelchdecke nachweisen lässt, im Kelch und in den Armen für gewöhnlich unfruchtbar bleibt, gehen aus den Keimzellen, die er enthält, in den Pinnulae die Geschlechtszellen hervor. Der Genitalstrang wird in den Pinnulae zu einem Gonadenschlauch.

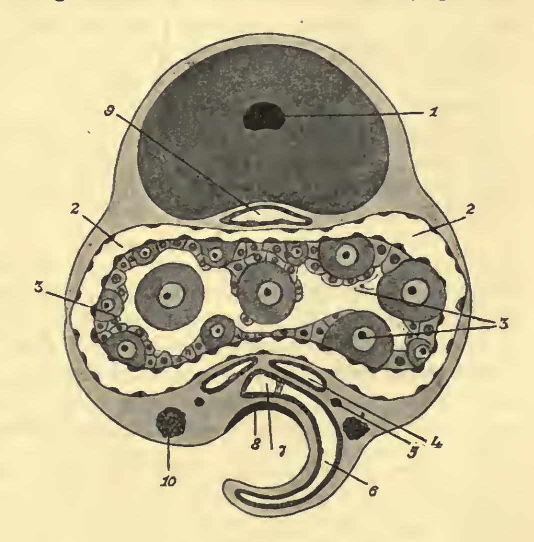


Fig. 776. **Querschnitt durch eine Ovarialpinnulae eines Crinoiden,** schematisch. 1 Nervenstrang des apicalen Nervensystems im Pinnulaglied, 2 Genitalsinus, 3 Keimepithel der Gonadenrachis (Genitalstrang, Genitalröhre), 4 und 9 Sinusse des Armcöloms, 5 tiefliegende Längsnerven der Pinnula, 6 Tentakelkanal, 7 Radialkanal des Wassergefässsystems, 8 Nervenleiste des oberflächlichen oralen Nervensystems, 10 Sacculus.

Bezüglich der Lage des Genitalstranges verweise ich auf den Abschnitt p. 1004 und Fig. 737. Er verläuft zwischen den drei Armsinussen der Leibeshöhle (zwischen dem Dorsalkanal und den beiden Ventralkanälen) unter der Nahrungsfurche der Arme.

Er ist in einen besonderen Cölomsinus eingeschlossen (wie

der Ringstrang und die Genitalstränge der Asteroidea und Ophiuroidea), an dessen Wand er durch Bindegewebsfäden befestigt ist.

Der Cölomsinus setzt sich auch auf den Gonadenschlauch der Pinnulae fort und wird hier zum Genitalsinus.

Der Genitalstrang ist anfänglich solid, wird aber später hohl, wird zu einer Genitalröhre. Diese Genitalröhre erweitert sich in den Pinnulae zum Gonadenschlauch, welcher bei der reifen Pinnula erfüllt ist entweder mit Eiern oder mit Spermatozoen, die aus den Wandzellen (dem Keimepithel) des Gonadenschlauches ihren Ursprung genommen haben.

Auf dem Querschnitt der Genitalröhren der Arme erscheint die Wand an einer Stelle verdickt. Diese Verdickung ist der Querschnitt einer Leiste, deren Zellen übereinstimmen mit den Zellen des Keimepithels der Gonadenschläuche.

Es ist auch bei den Crinoiden sehr wahrscheinlich, dass nach erfolgter Entleerung der Geschlechtsproducte aus den Pinnulae die Neubildung derselben von Keimzellen ausgeht, die aus der Leiste der Genitalröhre in die Pinnulae nachgeschoben werden.

Dass die Zellen der Genitalleiste (und wohl ursprünglich überhaupt die Zellen der Genitalstränge) Keimzellen darstellen, geht auch aus der Thatsache hervor, dass sich auch ausnahmsweise Gonaden in den Armen, ja unter den Ambulacralfurchen des Kelches, entwickeln können (bei Individuen von Antedon- und Actinometra-Arten und bei einer unbestimmten Art).

Die Gonadenschläuche sind bald gestreckt-schlauchförmig, bald eiförmig. Sie durchziehen eine grössere oder geringere Anzahl von Pinnulagliedern. Zur Zeit der Reife schwellen sie an und treiben dabei oft die Pinnulawand bauchig auf, so dass man es den Pinnulae häufig schon äusserlich ansieht, wenn sie reife Geschlechtsproducte enthalten.

Die Art und Weise, wie die reifen Geschlechtsproducte aus den Pinnulae entleert werden, ist noch nicht in befriedigender Weise ermittelt. Besondere Oeffnungen als constante Gebilde beim erwachsenen Thiere scheinen nicht vorzukommen. Es scheint, dass die Entleerung durch zwei Oeffnungen (je eine an jeder Seitenwand der Pinnula) erfolgt, die sich nur vorübergehend bilden.

Im Umkreis des Mundes kommen schliesslich unter den Nahrungsfurchen der Kelchdecke von der Peripherie her (von der Basis der Arme her) 5 Genitalstränge mit den Sinussen, in denen sie liegen, an. Was aus diesen Genitalsträngen wird, ist nicht völlig sicher ermittelt, es liegen aber Angaben vor, nach welchen sie sich im Umkreis des Mundes in Stränge des Axenorganes fortsetzen. Sie sollen sich auch ontogenetisch als Auswüchse des Axenorganes entwickeln.

Wenn das Axenorgan der Crinoiden demjenigen der Ophiuroideen, Asteroideen und Echinoideen homolog ist (was nicht als sicher festgestellt gelten kann), so hätte es also den Anschein, dass bei den Crinoiden ganz ähnliche Beziehungen zwischen Geschlechtsorganen und Axenorgan herrschen, wie bei den anderen eben genannten Gruppen. Nur würden die Genitalstränge, die erst in den Pinnulae als Gonadenschläuche fruchtbar werden, orale Auswüchse des Axenorganes, bei den übrigen Echinodermen aber (abgesehen von den Holothurien, die ganz abseits stehen) apicale Auswüchse desselben sein.

G. Ursprung der Geschlechtsproducte.

Bei Ophiuroideen (Amphiura squamata) ist der erste Ursprung der Fortpflanzungszellen genau ermittelt worden. Sie entstehen mit den Zellen des Axenorganes aus einer und derselben Anlage, und zwar aus Endothelzellen des Cöloms. Demnach würden die Echinodermen, was den Ursprung der Geschlechtsproducte anbetrifft, mit den Annulaten, Mollusken und Wirbelthieren übereinstimmen.

Es scheint, dass die specifischen Zellen des Axenorganes nicht mehr zu Keimzellen werden können.

H. Hermaphroditismus bei Echinodermen.

Der Hermaphroditismus gehört bei den Echinodermen durchaus zu den Ausnahmserscheinungen, und nur in der Holothurienordnung der Paractinopoda (Synaptidae) ist er weit verbreitet. Abgesehen von dieser Abtheilung ist der Hermaphroditismus nur bei einem Seestern (Asterina gibbosa) und einem Schlangenstern (Amphiura squamata) mit Sicherheit nachgewiesen.

a) Paractinopoda. Alle darauf untersuchten Arten der Gattungen Synapta und Anapta und einige Arten der Gattung Chiridota sind Zwitter.

Der Hermaphroditismus ist derart, dass in den Gonadenschläuchen sowohl Eier als Spermatozoen erzeugt, aber (Synapta inhaerens) nicht gleichzeitig reif werden. Erst nach der Entleerung zuerst sich bildender Eier reifen die Spermatozoen.

b) Asterina gibbosa. Auch hier werden Eier und Spermatozoen in denselben Geschlechtsorganen gebildet, und auch hier werden beiderlei Geschlechtsproducte nicht zu gleicher Zeit erzeugt. Die jungen Thiere sind männlich, die erwachsenen weiblich.

c) Amphiura squamata. Die Zahl der einfachen, birnförmigen Gonaden ist eine sehr geringe. Durchschnittlich sitzt sowohl der adradialen, wie der abradialen Wand einer Bursa nur eine Gonade auf. Die adradialen Gonaden sind Hoden, die abradialen Ovarien. In den Ovarien kommen gleichzeitig nur wenige Eier, in den Hoden nur eine geringe Anzahl von Spermatozoen zur Reife, wie es scheint, auch hier bei einem und demselben Thiere nicht gleichzeitig. Die Eier entwickeln sich in den Bursae.

J. Brutpflege und sexueller Dimorphismus.

Es sind nach und nach ziemlich zahlreiche Fälle von Brutpflege in den Klassen der Holothurien, Echinoideen, Asteroideen und Ophiuroideen bekannt geworden. Nicht selten sind sie verbunden mit einem mehr oder weniger stark ausgesprochenen Dimorphismus der Geschlechter, indem die Einrichtungen zur Brutpflege nur dem Weibchen zukommen.

Die Eier der eine Brutpflege ausübenden Echinodermen zeichnen sich — soweit sie untersucht sind — durch beträchtlichere Grösse und reichlichere Ausstattung mit Nahrungsdotter vor denjenigen aus, die in das Wasser entleert werden und bestimmt sind, sich zu freischwimmenden Larven zu entwickeln.

Die folgende Uebersicht macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

a) Holothurien. Bei Psolus ephippifer (vergl. Fig. 609, p. 874) finden sich auf dem Rücken des Weibchens grössere Platten, welche durch Stiele über das Rückenintegument emporgehoben werden.

So kommt zwischen den Stielen ein von den aneinander schliessenden Platten bedeckter Brutraum zu Stande, in welchem die aus der dorsalen Geschlechtsöffnung heraustretenden, befruchteten Eier ihre Entwickelung durchmachen.

Auch bei Cucumaria crocea werden die sich entwickelnden Eier in einem dorsalen Troge zurückbehalten, welcher dadurch zu Stande kommt, dass die Körperwand in den beiden dorsalen Radien anschwillt und sich hervorwölbt.

Eine andere Art Brutpflege findet sich bei Cucumaria laevigata und C. minuta. Hier ragen von der Leibeswand zwei Säcke in die Leibeshöhle vor, die als Bruttaschen die sich entwickelnde Brut beherbergen. Die Säcke sind wahrscheinlich nur Einstülpungen der Leibeswand. Ihre äusseren Oeffnungen sind jedoch nur bei C. minuta nachgewiesen. Die beiden Säcke gehören den beiden ventralen Interradialfeldern an; sie liegen bei C. laevigata etwa in der Mitte der Körperlänge, bei C. minuta vorn.

Bei Phyllophorus urna und Chiridota rotifera dient die Leibeshöhle als Brutraum. Man weiss aber nicht, wie die befruchteten Eier in sie hinein, und die jungen Holothurien aus ihr hinaus gelangen.

Wenden wir uns nun zu den übrigen Echinodermen, so ist von vornherein zu erwarten, dass hie und da die Stacheln als Schutzmittel der Brut Verwendung finden.

b) Echinoidea. Bei einigen Cidaroiden (z. B. C. canaliculata, nutrix, membranipora) bleiben die Eier auf dem Apicalfelde der Schale zurück und entwickeln sich hier, geschützt von den Stacheln, die über ihnen zusammenneigen. Dasselbe ist bei manchen Spatangoiden der Fall, aber das Thier hat sich bei diesen der Brutpflege besser angepasst. Die Petalodien (vergl. p. 933—935), einige oder alle, sind bei gewissen Formen tief eingesunken und bilden Bruträume (Marsupia), in welche die aus der Geschlechtsöffnung austretenden grossen Eier hineingleiten. Die in diesen Marsupia sich entwickelnde Brut wird geschützt, indem die an den beiden Seitenrändern eines Marsupiums stehenden grösseren Stachelchen über dem Brutraum zusammenneigen. Bei dem Fig. 617, p. 881 abgebildeten Schizaster ist das vordere unpaare Petalodium am tiefsten eingesunken, bei Hemiaster cavernosus, wo die Verhältnisse am besten bekannt geworden sind, sind es die paarigen Petalodien, aber nur beim Weibchen, was einen auffallenden sexuellen Dimorphismus bedingt. Analoge Verhältnisse der Brutpflege dürften bei Morva, Anochanus etc. vorkommen.



Fig. 777. **Hymenaster pellucidus** Wyv. Thomson, von der Apicalseite. Man sieht das von 5 Klappen umstellte Osculum. Nach Sladen.

c) Asteroidea. Unter den Seesternen zeichnen sich ganz besonders die Pterasterinen (Pteraster, Hymenaster) durch ihre Brutpflege aus. Die ganze apicale Körperwand trägt grosse, eigenthümlich gestaltete Paxillen (vergl. p. 981), d. h. Kalksäulchen, von deren freiem Ende eine wechselnde Anzahl von

Kalkstäbchen, wie die Spangen eines Rades, ausstrahlen. Alle diese Kalksterne der Paxillen sind durch eine Haut verbunden, so dass zwischen dieser Haut (Supradorsalmembran) und der darunter liegenden eigentlichen Rückenwand des Körpers ein ausgedehnter Brutraum zu Stande kommt. Der Brutraum ist an zahlreichen Stellen mit der Aussenwelt in Communication: 1) durch eine grosse, gewöhnlich von 5 ansehnlichen Klappen umstellte Oeffnung (das „Osculum") am apicalen Pole (Fig. 777), 2) durch zahlreiche contractile Poren (Spiracula) in der den Brutraum bedeckenden Membran, 3) durch regelmässig segmental wiederkehrende Oeffnungen zu Seiten der Arme. Diese Oeffnungen können durch Stachelchen oder Schuppen verschlossen werden. Ich möchte diese „Segmentalöffnungen" als Ventilationsöffnungen auffassen, indem es mir scheint, dass sie dazu bestimmt sind, eine lebhafte Berieselung des Brutraumes zu ermöglichen.

Leider sind wir noch nicht über die Geschlechtsverhältnisse der Pterasterinen unterrichtet. Alle beschriebenen Exemplare zeigen die Brutmembran. Sollten sie alle Weibchen und die Männchen noch unbekannt sein? Sind die Pterasterinen vielleicht Hermaphroditen? Oder existirt ein weitgehender Dimorphismus, so dass vielleicht die Männchen als besondere Arten beschrieben worden sind?

Leptoptychaster kerguelensis, eine Astropectinide, zeigt uns die Brutpflege der Pterasterinen gewissermaassen in statu nascendi. Die aus den Geschlechtsöffnungen austretenden Eier gerathen in die Lücken zwischen die Stiele der noch von einander gesonderten Paxillen und durchlaufen hier die ersten Entwickelungsstadien. Auch später, als junge Seesterne, verweilen sie noch eine Zeit lang auf dem mütterlichen Körper.

Bei Asterias spirabilis finden sich ähnliche Verhältnisse, aber die Embryonen sind durch einen Stiel mit der mütterlichen Körperwand verbunden.

Andere Seesterne (z. B. Echinaster- und Asterias-Arten) schützen die Brut, die sich an ihrer Oralseite ansammelt und entwickelt, einfach dadurch, dass sich die Arme über sie zusammenkrümmen und so einen vorübergehenden Brutraum erzeugen.

Ophiuroidea. Schon bei Besprechung der Bursae p. 1084 wurde gesagt, dass diese bei manchen Schlangensternen als Bruträume dienen. Die bekanntesten Fälle wurden ebenda citirt.

XX. Regenerationsvermögen und ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Theilung und Knospung.

Das Regenerationsvermögen ist im Allgemeinen bei den Echinodermen hoch entwickelt. Defecte der Körperwand werden bei allen Echinodermen leicht und rasch durch Regeneration ersetzt. Auch die Echinoiden, bei denen sonst das Regenerationsvermögen wenig stark ausgebildet ist, ersetzen kleinere und grössere Defecte des die Schale überziehenden Körperepithels leicht. Ja es werden (Dorocidaris papillata) grössere oder kleinere Bezirke der Schale, über denen das Epithel beschädigt oder zerstört worden ist, oder die selbst beschädigt worden sind, ausgeschaltet, abgeschält, nachdem sich unter ihnen wieder eine neue Haut gebildet hat, in welcher wohl ohne Zweifel auch eine neue Schale auftreten kann.

Das Regenerationsvermögen kann sich innerhalb der verschiedenen

Abtheilungen ausserordentlich steigern, und es steigert sich in demselben Maasse die Empfindlichkeit gegen äussere Reize bis zu dem Grade, dass auf äussere Reize hin Selbstamputation durch Contraction der eigenen Muskeln des Thieres eintritt.

Die Crinoiden regeneriren vollständig die verlorenen Eingeweide und es hat sogar den Anschein, dass der Verlust der Eingeweide bei gewissen Arten und unter gewissen Umständen nicht ganz unfreiwillig, sondern durch Selbstamputation erfolge. Sicher ist das jedoch noch nicht.

Die Crinoiden regeneriren mit Leichtigkeit abgebrochene Armstücke, ganze Arme, mehrere Arme, vielleicht sogar unter günstigen Verhältnissen alle Arme. Die Arme brechen an ihrer Basis leicht ab, ja es hat den Anschein, als ob Antedon, auf schädigende Reize hin, die Arme freiwillig abwerfe.

Die Regeneration von (z. B. von Feinden abgebissenen) Armstücken oder ganzer Arme erfolgt sehr leicht bei zahlreichen Asteroideen und Ophiuroideen. Die Häufigkeit, mit der See- und Schlangensterne mit regenerirten Armen oder Armspitzen angetroffen werden, demonstrirt eben so sehr die Häufigkeit des Vorkommens von Verstümmelungen, wie den hohen Nutzen des Regenerationsvermögens.

Seltener sind die Seesternarten, bei denen an der Basis abgebrochene Arme die Scheibe und die übrigen zum completen Seestern gehörenden Arme regeneriren können. Es entstehen dann die berühmten Kometenformen der Seesterne (Fig. 778 B). Bei Ophiuriden kommt eine Regeneration des ganzen Körpers von einem Arme aus niemals vor. Man hat die sehr beachtenswerthe Ansicht geäussert, dass der zwischen Asteroideen und Ophiuroideen in dieser Beziehung bestehende Unterschied damit in Zusammenhang steht, dass bei den Seesternen Darmdivertikel in die Arme hineinragen, und dass in ihnen häufig Genitalorgane enthalten sind, während dieses bei den Schlangensternen nicht der Fall ist.

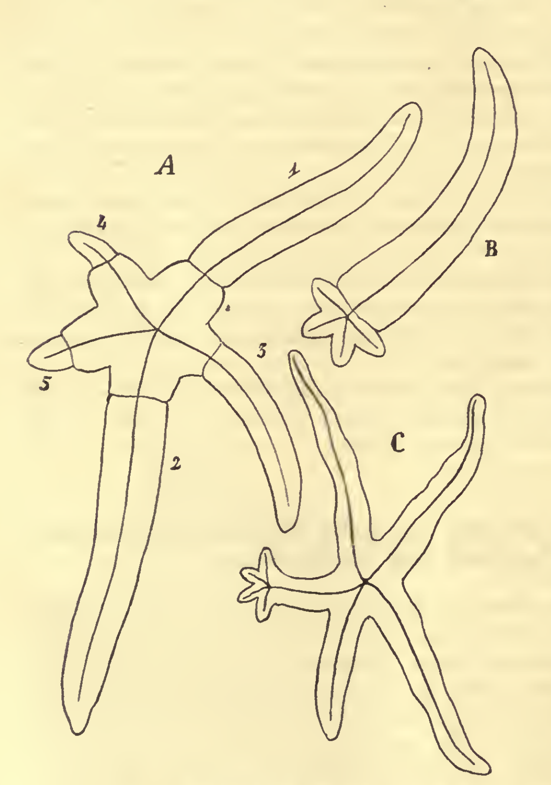


Fig. 778. *A* **Ophidiaster diplax.** Ein Exemplar mit drei in Regeneration begriffenen Armen: 3, 4 und 5, und zwei Armen 1 und 2, die im Begriffe stehen, sich abzuschnüren. Nach HAECKEL. *B* **Linckia (Ophidiaster) multifora, Kometenform.** Ein Arm ist im Begriff, die Scheibe und die übrigen vier Arme zu regeneriren. Nach HAECKEL. *C* Der im Texte erwähnte Fall eines Exemplares von **Linckia multifora**, nach P. und F. SARASIN.

Dagegen ergänzen sich Thiere mit halbirten Scheiben sowohl bei gewissen Ophiuroideen als bei vielen Asteroideen.

Kleinere und grössere Scheibendefecte werden ausgebessert.

Bei Linckia multifora, einem durch seine ausserordentliche Regenerationsfähigkeit ausgezeichneten Seesterne, sind Fälle beobachtet worden, wo sich, nachdem das Thier den grösseren Theil eines Armes eingebüsst hatte, aus der Wundfläche des zurückbleibenden Stummels zwei neue Armspitzen gebildet hatten, und in einem Falle hat die Regeneration zur Bildung eines completen neuen Seesternes an der betreffenden Stelle geführt. Das betreffende Thier ist in Fig. 778 C den Contouren nach abgebildet. Es besteht aus zwei durch den regenerirenden Armstummel verbundenen Scheiben mit ihren Armen.

Holothurioidea. Auch hier scheint das Regenerationsvermögen sehr gross zu sein. Nicht nur werden Tentakel und Hautdefecte ersetzt, sondern es können die ausgestossenen Eingeweide (Darm, Kiemenbäume, ja sogar Kalkring, Wassergefässring, Gonade) wieder regenerirt werden. Bei Synapta regenerirt nach erfolgter Zerstückelung des Körpers das vorderste Stück den ganzen Körper; bei einer Cucumaria scheinen nach erfolgter Theilung beide Hälften zu ganzen Thieren auswachsen zu können.

Mit der Zunahme des Regenerationsvermögens geht Hand in Hand erhöhte Reizbarkeit. Viele Holothurien, hauptsächlich Aspidochiroten, contrahiren sich bei stärkeren Reizungen so vehement, dass der Darm (gewöhnlich hinter dem Kalkring) zerreisst und mitsammt dem rechten Kiemenbaum durch einen Riss in der Kloakenwand ausgeworfen wird.

Bei gewissen Holothurien löst sich die Haut auf stärkere Reize hin leicht in Schleim auf. Ein Stichopus wurde beobachtet, der ganz „aus der Haut fuhr", d. h. bei dem die ganze Haut sich in Schleim auflöste, so dass nur der die Eingeweide umhüllende Hautmuskelschlauch zurückblieb. Die nachfolgende Regeneration ist noch nicht durch Beobachtung festgestellt.

Die Synaptiden reagiren auf (oft ganz geringfügige) Reize hin durch Selbstzerstückelung, indem sich die Ringmusculatur an bestimmten Stellen krampfhaft so stark contrahirt, dass an diesen Einschnürungsstellen ein Bruch erfolgt.

Es werden sich wohl mit der Zeit alle diese Aeusserungen erhöhter Reizbarkeit, die mit erhöhtem Regenerationsvermögen zusammenfallen, als für die Thiere nützlich, nachweisen lassen.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung (Schizogonie). Bei gewissen Echinodermen hat das stark entwickelte Regenerationsvermögen die ungeschlechtliche Fortpflanzung im Gefolge gehabt. Man weiss freilich nicht in allen nachher zu citirenden Fällen, ob die Selbsttheilung ganz aus freien Stücken (d. h. durch dem Organismus selbst innewohnende Ursachen) erfolgt, oder ob sie durch, wenn auch sehr geringfügige, äussere Reize ausgelöst wird. So wie so ist das Endresultat bei nachfolgender Regeneration dasselbe: Vermehrung der Individuenzahl.

Theilung des Körpers in zwei annähernd gleich grosse Hälften mit nachfolgender Regeneration ist bei Ophiuroideen, Asteroideen und Holothurien (?) beobachtet worden. Bei den See- und Schlangensternen geht die Theilungsebene mitten durch die Scheibe (durch den Mund und Magensack), bei den Holothurien (Cucumaria) quer durch den schlauchförmigen Körper, denselben in eine vordere (orale) und eine hintere (apicale) Hälfte theilend.

In der Klasse der Ophiuroidea wurde Fortpflanzung durch Theilung beobachtet bei den Gattungen Ophiactis (Mülleri, Savignyi, virens), Ophiocnida (sexradia), Ophiocoma (pumila, Valenciae), Ophiothela (isidicola, dividua).

Unter den Asteroidea ist die Schizogonie besonders charakteristisch für manche Arten der Gattung Asterias (acutispina, atlantica, calamaria, microdiscus, tenuispina), dann aber auch für Asterina Wega, Cribrella sexradiata, Stichaster albulus.

Eine andere Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung ist in der Familie der Linckiidae wie es scheint weit verbreitet. Diese Seesterne schnüren ihre Arme an der Basis ab; es regenerirt dann nicht nur die Scheibe die abgestossenen Arme, sondern ein jeder isolirte Arm regenerirt wieder die Scheibe und die fehlenden Arme (Kometenform der Seesterne) (Fig. 778 A, B).

Im Allgemeinen scheint die ungeschlechtliche Fortpflanzung zeitlich nicht mit der geschlechtlichen zusammen zu fallen, doch giebt es auch Ausnahmen von dieser Regel.

XXI. Ontogenie.

Bei allen Echinodermen, mit Ausnahme der wenigen Formen, bei denen Brutpflege vorkommt, entwickeln sich aus dem befruchteten Ei freischwimmende, bilateral-symmetrische Larven, die sich durch eine oft sehr complicirte Metamorphose in das radiär gebaute Echinoderm umwandeln.

Wir wollen zuerst die Larvenformen der verschiedenen Echinodermenklassen rein äusserlich mit einander vergleichen.

A. Die verschiedenen Larvenformen der Echinodermen.

Wir können eine schematische Larvenform construiren und von dieser die verschiedenen Larvenformen ableiten (Fig. 779 A).

Der Körper der Larve ist eiförmig, auf der einen Seite, der Bauchseite, vertieft. Im Grunde dieser Vertiefung liegt der Larvenmund. Dem einen Pole (dem Hinterende) genähert, doch noch auf

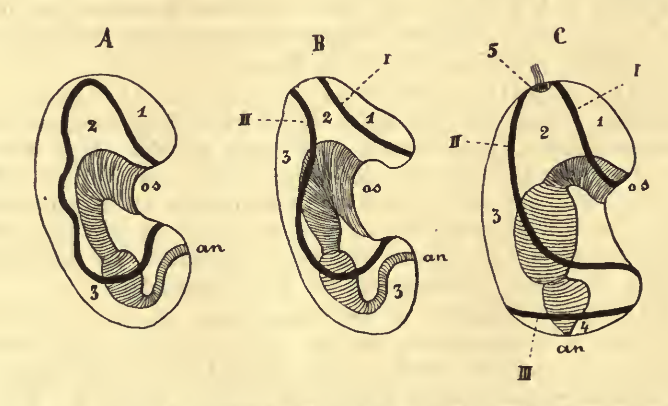


Fig. 779. ***A*, *B*, *C* Auricularia, Bipinnaria und Tornaria (Enteropneustenlarve), von der rechten Seite, schematisch. 1 Scheitelfeld, 2 Oralfeld, 3 Postoralfeld, 4 Analfeld, *I* präorale, *II* circumorale, *III* anale oder Hauptwimperschnur, 5 Scheitelplatte, *os* Mund, *an* After.**

der Bauchseite, findet sich eine zweite Oeffnung (sie geht aus dem Blastoporus der Gastrulalarve hervor), der *Larvenafter*. Ein in sich selbst zurücklaufender *Streifen von Wimperhaaren (Wimperschnur)* umzieht den Mund im Umkreise der ventralen Vertiefung, er zieht hinten auf der *Bauchseite vor dem After* vorbei, es ist der *circumorale Wimperkranz*. Auch der Mundeingang und seine Umgebung wimpert: adoraler *Wimperstreifen*.

I. *Holothurioidea*. Die als *Auricularia* (Fig. 780) bezeichnete Larve der Holothurien unterscheidet sich nur wenig vom Schema. Die ventrale Vertiefung nimmt eine complicirtere Gestalt an, indem sie sich jederseits nach vorn und hinten verlängert, während sich auf der Bauchseite ein hinterer medianer Theil mit dem After als *Afterfeld*, vorn vor dem Munde ein medianer Theil als *präorales Feld* wulstförmig vorragend erhält. Der Wimperreifen, der dem Rande der ventralen Vertiefung entlang läuft, erhält mit dieser eine complicirtere Gestalt und nimmt einen gewundenen Verlauf. Das Verständniss erleichtern die Abbildungen.

Hier wie bei allen übrigen Echinodermen sind die Wimperschnüre nur die Ueberreste eines auf jüngeren Stadien (bei den Gastrulalarven) den ganzen Körper continuirlich bedeckenden Wimperkleides.

II. *Asteroidea* (Fig. 779 B). Die Seesternlarven werden als *Bipinnarien* und *Brachiolarien* bezeichnet. Das Hauptmerkmal, das sie von der *Auricularia* unterscheidet, ist der *präorale Wimperkranz*. Dieser verläuft ringförmig auf dem präoralen Feld, innerhalb der circumoralen Körperwimperschnur und von dieser durchaus getrennt.

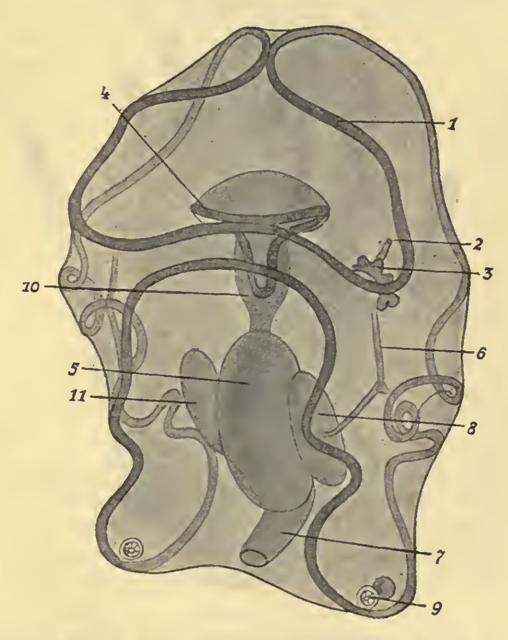


Fig. 780. Aeltere Auricularia, schief von unten und links, nach Semon. 1 Circumorale Wimperschnur, 2 Hydroporus, 3 Hydrocöl, 4 adorale Wimperschnur, 5 Mittel- oder Magendarm, 6 Nervenstreifen, 7 Enddarm, 8 linkes Enterocöl, 9 Kalkrädchen, 10 Vorderdarm, Oesophagus, 11 rechtes Enterocöl.

Der Vergleich einer Bipinnaria mit einer Auricularia liess die Vermuthung entstehen, dass der präorale Wimperring der ersteren nur dem präoralen Theil der allgemeinen circumoralen Wimperschnur der letzteren entspreche, welcher sich von dieser gesondert und zu einem Ring geschlossen habe.

Die directe Beobachtung der ontogenetischen Entwickelung der Wimperschnüre der Seesternlarven hat diese Vermuthung durchaus bestätigt.

Die Bipinnarien durchlaufen ein Auriculariastadium. Die auf frühen Stadien allgemeine Bewimperung schwindet zuerst auf der

sich vertiefenden Bauchseite, dann auch auf der Rückenseite, so dass ein in sich selbst zurücklaufendes Band am Rande der ventralen Vertiefung ausgespart bleibt, welches durchaus dem Verlauf der circumoralen Wimperschnur der Auricularia entspricht. Am Scheitel aber, wo die beiden seitlichen Streifenabschnitte der circumoralen Schnur sich in der Mittellinie sehr nähern, erhält sich noch eine Zeit lang eine sie verbindende Wimperinsel (Asterias rubens). Das Wimperkleid bildet also am Scheitel ein X-förmiges Kreuz. Indem nun die Wimperung am senkrechten (medianen) Verbindungsschenkel des Kreuzes schwindet, trennt sich der präorale Abschnitt des circumoralen Wimperkranzes vom übrigen Abschnitt und bildet den gesonderten, vom circumoralen eingeschlossenen, präoralen Wimperring.

Etwas anders, doch mit demselben Endresultat, scheint der Vorgang bei Asterias vulgaris zu verlaufen. Am Scheitel, wo bei A. rubens eine übrig gebliebene Wimperinsel die Verbindung zwischen den zwei seitlichen Streifenstücken der circumoralen Körperwimperschnur herstellt, kommt diese Verbindung erst secundär durch Annäherung der beiden Stücke in der Mittellinie zu Stande. Der weitere Vorgang der Trennung des präoralen vom übrigen Theile, welcher letztere dann den secundären circumoralen Wimperkranz darstellt, verläuft wie bei A. rubens.

Fig. 781. Echinidenlarve (Pluteus), von der Bauchseite. 1 Die Wimperepauletten. *ant* Vorn, *post* hinten, *dex* rechts, *sin* links.

Die ventrale Vertiefung (in welcher der Mund liegt), welche schon bei der Auricularia rechts und links vom präoralen Theil der circumoralen Wimperschnur vorgedrungen ist, hat jetzt Gelegenheit, diesen, nachdem er sich als ein Ring abgeschnürt hat, vorn ganz zu umgeben und so einen Ringgraben um das präorale Feld, das sich schildförmig abhebt, herzustellen.

Auch eine den Mund eng umschliessende und theilweise in die Mundhöhle vordringende adorale Wimperschnur ist vorhanden.

Der Körper zieht sich im Bezirke der präoralen und circumoralen Wimperschnüre zu kürzeren oder längeren Fortsätzen, Armen, aus. Ein vorderer unpaarer Scheitelfortsatz, der circumoralen Wimperschnur angehörig, zeichnet sich durch Constanz und grössere Länge aus.

Bei einigen Arten verliert sich auf diesem Scheitelfortsatz die Wimperschnur, dagegen theilt er sich in drei Aeste, die an ihrem Ende mit Warzen bedeckt erscheinen. Solche Larven nennt man Brachiolarien.

Es giebt übrigens Seesterne, deren Larven gar keine oder eine nur sehr oberflächliche Aehnlichkeit mit Bipinnaria- oder Brachiolarialarven haben. Vergl. weiter unten das über die Larve von Asterina gibbosa Gesagte.

III. Ophiuroidea. Die Ophiuroideenlarve wird als Pluteus bezeichnet. Sie lässt sich ebenso leicht auf das Schema der Echinodermenlarven zurückführen als die Auricularia- und Bipinnarialarve. Man braucht bloss die Ontogenie zu verfolgen. Auf das Gastrulastadium folgt jenes bilaterale Stadium mit vertieftem Bauch, in dessen Mitte der Larvenmund liegt. Ein circumoraler Wimperreifen erhält sich, dem Rande dieser ventralen Vertiefung entlang laufend. Er bleibt immer einheitlich. Während nun das präorale Feld (wir betrachten die Larve von der Bauchseite) sehr klein bleibt oder überhaupt nicht kenntlich ist, erscheint das Afterfeld sehr gross. Der Körper zieht sich in Fortsätze oder Arme aus, die sehr lang werden können und durch Kalkstäbe gestützt sind. Diese Fortsätze sind zweierlei Art. Die einen gehören dem Bezirke des circumoralen Wimperkranzes an, sind paarig und divergirend nach vorne gerichtet. Durch ihr constantes Auftreten und besondere Länge sind zwei Arme ausgezeichnet, die dem hinteren und seitlichen Bezirk des circumoralen Wimperreifens angehören. Diesen paarigen, nach vorn gerichteten. Fortsätzen des circumoralen Wimperstreifens ist gegenüberzustellen der unpaare, am hinteren Ende des Afterfeldes sich ausziehende, nach hinten gerichtete, postanale Fortsatz, dessen Spitze eine Wimperhaube tragen kann.

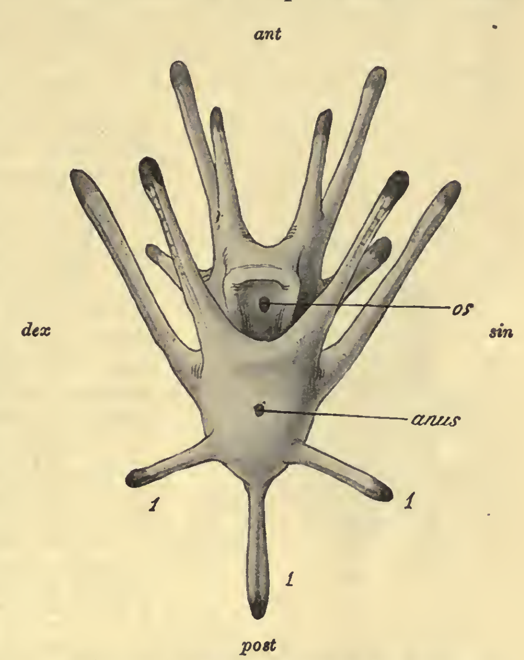


Fig. 782. Spatangoidenlarve (Pluteus), von der Bauchseite. 1 Die 3 Fortsätze des Analfeldes.

Bei den Ophiuroidea mit Brutpflege kommt es nicht zur Ausbildung typischer Larvenformen.

IV. Echinoidea (Fig. 781 und 782). Die Larven der Seeigel zeigen eine sehr grosse Uebereinstimmung mit den Ophiuroideenlarven und werden, wie diese, als Pluteus bezeichnet. Der einzige wichtigere Unterschied ist der, dass die beiden seitlichen Arme, welche bei den Schlangensternen die constantesten und längsten sind, bei den Seeigelplutei gänzlich zu fehlen scheinen.

Der Pluteus von Echinus hat 8 Arme oder Fortsätze und an der Basis eines jeden der 4 hinteren Arme eine Wimperepaulette (Fig. 781).

Die Larven von Arbacia und Spatangus (Fig. 782) haben zwar

keine Wimperepauletten, dafür aber 2 (Arbacia) oder 3 (Spatangus) lange, nach hinten gerichtete, wie alle übrigen Fortsätze durch Kalkstäbe gestützte, Fortsätze des Analfeldes.

Die Seeigel mit Brutpflege entwickeln sich direct ohne Metamorphose.

V. Crinoidea (Fig. 783). Die freischwimmende Larve von Antedon hat eine gestreckt eiförmige Gestalt. An dem einen Pole, dem Scheitel, trägt das verdickte, aber etwas eingesunkene, Ectoderm (die Scheitelgrube oder Scheitelplatte) einen Schopf langer Geisseln. Die Larve schwimmt mit dem Scheitelpol, welcher dem Vorderende der übrigen Echinodermenlarven entspricht, voran.

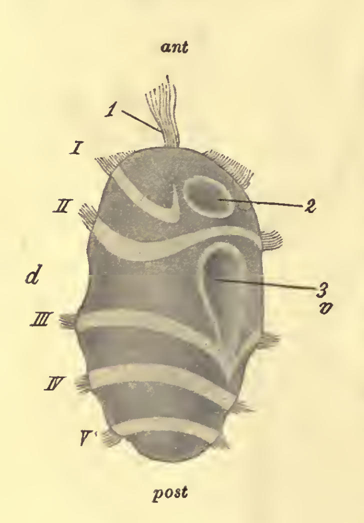


Fig. 783. **Freischwimmende Larve von Antedon, von rechts unten, nach Bury.** *I—V* **Die 5 Wimperreifen, 1 der Scheitelschopf, 2 die Festheftungsgrube, 3 die Vestibularvertiefung.** *d* **Dorsal,** *v* **ventral.**

Der Körper ist umsäumt von 5 Wimperreifen, die von einander gesondert sind und sich ontogenetisch nicht von einer continuirlichen Wimperschnur ableiten lassen.

Der vorderste Wimperreifen ist an der Bauchseite unterbrochen.

Der zweite Wimperreifen ist von oben etwas schief nach unten und vorn, der dritte nach unten und hinten gerichtet, so dass der Zwischenraum zwischen dem zweiten und dritten Wimperreifen ventralwärts ein grosser ist.

In diesem Bezirk ist die Bauchseite zu einer ansehnlichen bewimperten Vertiefung, der Vestibulargrube, eingesenkt.

Eine kleinere Einsenkung auf der Ventralseite, zwischen dem ersten und zweiten Wimperreifen, heisst die Festheftungsgrube. Wenn sich die Larven festheften, so geschieht es an dieser Stelle und vermittelst eines von den Drüsenzellen der Anheftungsgrube abgesonderten Secretes.

Linkerseits zwischen dem dritten und vierten Wimperreifen findet sich eine kleine Oeffnung, der primäre Madreporit (Wasserporus).

Der Darm liegt als ein völlig abgeschlossener Sack im hinteren Theil der Larve. Es fehlt der freischwimmenden Larve sowohl Larvenmund als Larvenafter. Der definitive Mund wird später im Grunde der Vestibulargrube durchbrechen.

Der ganze vordere Theil der Larve bis zum dritten Wimperreifen wird zum Stiel, der hintere Theil zum Kelch der festsitzenden Larve.

Die freischwimmende Larve der Crinoiden lässt sich nicht mit Sicherheit auf das Schema der übrigen Echinodermenlarven zurückführen. Die Schwierigkeit beruht in der verschiedenen Zahl und Anordnung der Wimperschnüre, welche noch am meisten an die später zu besprechenden Verhältnisse der Puppe der Holothurien erinnern. — Immerhin lässt sich die Vestibulargrube der Antedonlarve der ventralen Vertiefung der übrigen Echinodermenlarven ungezwungen vergleichen. Eine der Scheitelplatte der Antedonlarve entsprechende Verdickung des Ectoderms am Scheitel kommt, wie wir sehen werden, auch bei anderen Echinodermenlarven vor.

B. Ontogenie der Holothurien.

Die Furchung ist eine totale und äquale und führt zur Bildung einer Cöloblastula, deren einschichtige Zellenwand gewöhnlich an einer Seite aus etwas grösseren Zellen besteht. Es bildet sich durch Einstülpung dieses Theils der Blastulawand eine Cölogastrula. Der eingestülpte Theil, d. h. der Urdarm, stellt eine blindgeschlossene Röhre mit engem Lumen (Urdarmhöhle) dar, welche die Furchungshöhle lange nicht ausfüllt. Letztere erfüllt sich mit einer eiweisshaltigen, flüssigen oder halbflüssigen Masse, dem Gallertkerne.

Ectoderm und Entoderm sind bewimpert.

Während des Einstülpungsprocesses (gelegentlich aber schon auf dem Blastulastadium) entstehen durch Theilung von Ecto- und besonders aber von Entodermzellen (resp. von Zellen der Blastulawand) Zellen, die in den Gallertkern einwandern. Diese Mesenchymzellen vermehren sich durch Theilung und bevölkern in immer grösserer Zahl das Blastocöl. Aus ihnen geht das gesammte Bindegewebe des Holothurienkörpers hervor. Die Kalkkörper entstehen ausschliesslich im Mesenchym.

Der sich verlängernde Urdarm biegt sich mit seinem blinden Ende nach einer Seite um, welche an der rasch bilateral-symmetrisch werdenden Larve sich als die Rückenseite erweist (Fig. 784 A). Der innere (blindgeschlossene) Theil des Urdarms liegt dabei etwas auf der linken Seite. Er schnürt sich bald als eine Blase, die Entero-Hydrocölblase, vollständig vom übrigen, durch den Blastoporus nach aussen mündenden Urdarm ab (Fig. 784 B, C, D_4, $_5$).

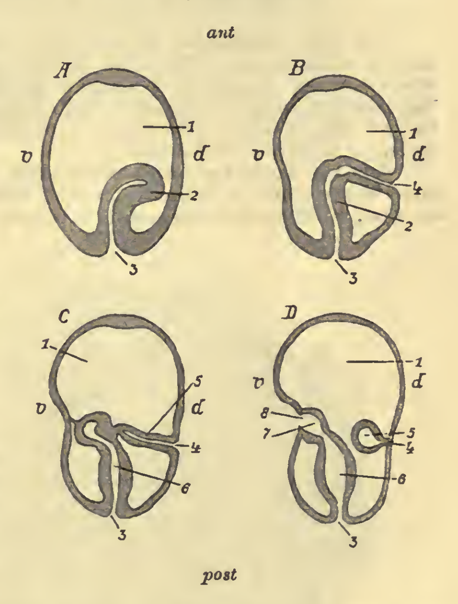


Fig. 784. Bildung des Larvenmundes und der Entero-Hydrocölblase bei der Gastrulalarve von Synapta digitata, schematisch, nach SELENKA. *A* Gastrula, der Urdarm nach der Rückenseite gekrümmt; *B* Urdarm, durch den Hydroporus nach aussen offen; *C* Entero-Hydrocöl vom Darm abgeschnürt; *D* Darm, durch den Larvenmund ventralwärts nach aussen geöffnet. 1 Furchungshöhle, Blastocöl, 2 Urdarm, 3 Blastoporus, 4 Hydroporus, 5 Entero-Hydrocöl, 6 Darm, 7 Schlund, 8 Mund. *ant* Vorn, *post* hinten, *v* ventral, *d* dorsal.

Diese vom Urdarm abgeschnürte Hydro-Enterocölblase ist von der grössten Wichtigkeit, da aus ihrer Wand die gesammte Musculatur des Körpers und alle Binnenepithelien (Cölom- und Wassergefässepithelien) hervorgehen.

Die Entero-Hydrocölblase streckt sich zur Seite des Darmes in der Richtung gegen den Blastoporus zu in die Länge, und theilt sich selbst wieder durch eine quere Einschnürung in zwei Blasen. Die vordere (vom Blastoporus weiter entfernte) ist die Hydrocölblase, sie entsendet sofort einen Kanal nach der Rückenseite, welcher sich links von der Mediane durch einen Porus mit der Aussenwelt in Verbindung setzt. Der Kanal ist der primäre Steinkanal, der Porus der primäre Madreporit,

Fig. 785.

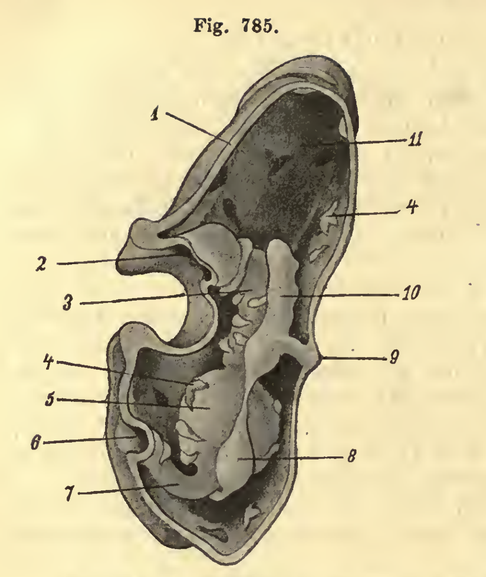


Fig. 786.

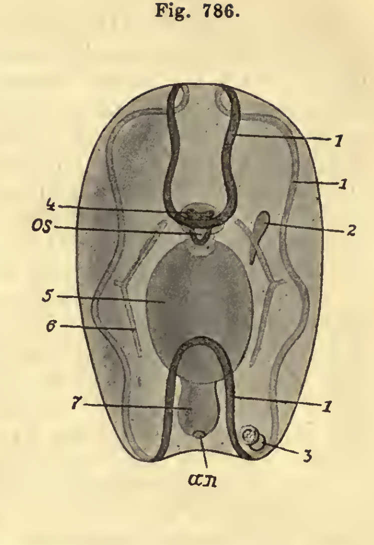


Fig. 785. **Auricularia** mit entfernter linker Ectodermhälfte, von links. Nach dem ZIEGLER'schen Modell. Man sieht die in der Furchungshöhle 11 liegenden Organe. 1 Schnittrand des Ectoderms, 2 Mund, 3 Oesophagus, 4 Mesenchymzellen, 5 Mittel- oder Magendarm, 6 Anus, 7 Enddarm, 8 linkes Enterocöl, noch in Verbindung mit 10 Hydrocöl, letzteres mit schwachen Andeutungen der ersten Ausbuchtungen, 9 Rückenporus oder Hydroporus, 11 Blastocöl, Furchungshöhle.

Fig. 786. **Junge Auricularia von Synapta**, von der Ventralseite, nach SEMON. 1 Circumorale Wimperschnur, 2 Entero-Hydrocöl, 3 Kalkrädchen, 4 adoraler Wimperring, *os* Mund, *an* Anus, 5 Mittel- oder Magendarm, 6 larvaler Nervenstreifen.

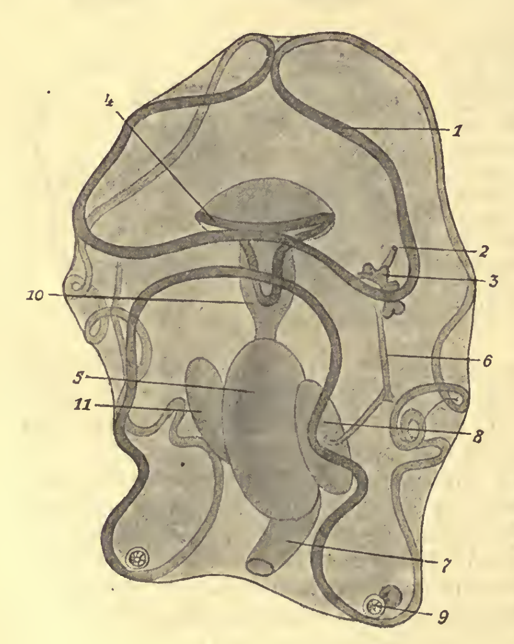


Fig. 787. **Aeltere Auricularia**, schief von unten und links, nach SEMON. 1 Circumorale Wimperschnur, 2 Hydroporus, 3 Hydrocöl, 4 adorale Wimperschnur, 5 Mittel- oder Magendarm, 6 Nervenstreifen, 7 Enddarm, 8 linkes Enterocöl, 9 Kalkrädchen, 10 Vorderdarm, Oesophagus, 11 rechtes Enterocöl.

die Hydrocölblase die Anlage des gesammten übrigen Wassergefässsystems, zunächst freilich des Ringkanales (Fig. 785).

Die zeitliche Aufeinanderfolge des Auftretens der verschiedenen eben erwähnten Bildungen ist nicht bei allen untersuchten Holothurienarten die hier geschilderte. Die Hydro-Enterocölblase kann sich schon mit der Aussenwelt durch einen Steinkanal in

Verbindung setzen, bevor sie getheilt ist, ja sogar (bei Synapta digitata, es ist dies eine sonst bei keinem anderen Echinodermen wiederkehrende Erscheinung), bevor sie sich selbst vom Urdarm losgelöst hat (Fig. 784). Im letzteren Falle können wir die Thatsache constatiren, dass der mit dem Blastoporus beginnende Urdarm eine Zeit lang durch eine zweite Oeffnung, und zwar den primären Madreporiten, nach aussen mündet.

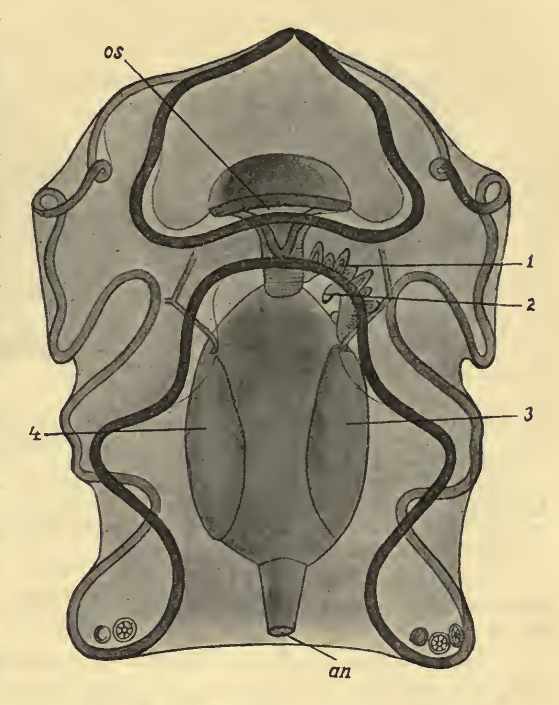


Fig. 788. Aeltere Auricularia, nach SEMON. *os* Mund, *an* After, 1 Ausstülpungen (primäre und secundäre) des Hydrocölhufeisens, 2 Steinkanal, 3 linker, 4 rechter Enterocölsack, die sich dem Mitteldarm dicht angeschmiegt haben.

Nachdem sich die Hydro-Enterocölblase vom Urdarm abgeschnürt hat, wächst der Darm weiter und biegt sich dabei mit seinem blindgeschlossenen Ende nach der (dem Wasserporus gegenüber liegenden) Ventralseite um, die sich zu vertiefen, einzusenken beginnt.

Bald legt sich das blinde Darmende an das Ectoderm der vertieften Bauchseite der Larve an, ungefähr in der Mitte der Körperlänge oder

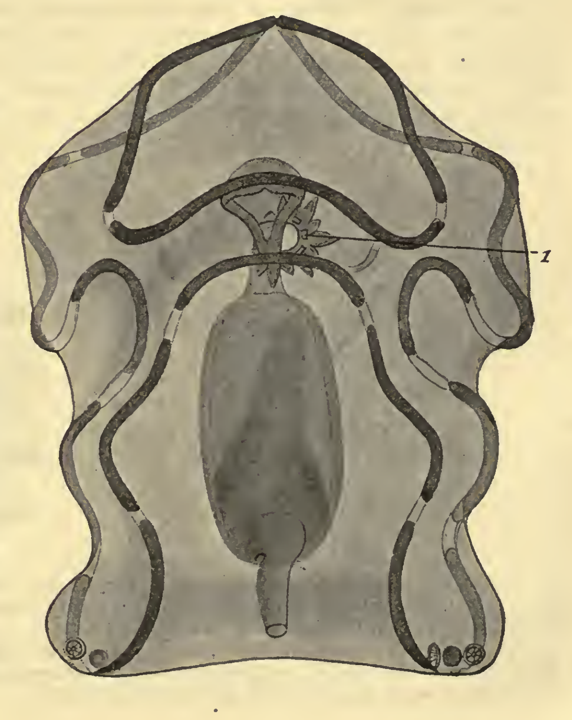


Fig. 789. Auricularia, deren circumorale Wimperschnur sich in Stücke aufzulösen beginnt, nach SEMON. Das Hydrocölhufeisen umwächst den Darm. Die ersten Stücke des Kalkringes (1) sind aufgetreten.

Fig. 790.

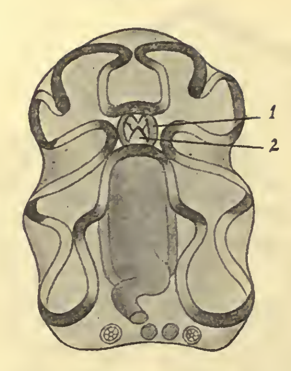


Fig. 791.

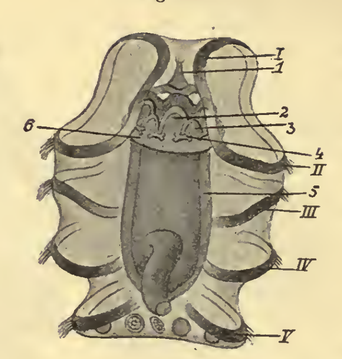


Fig. 790. **Alte Auricularia.** Uebergang zur tonnenförmigen Puppe unter beträchtlicher Verkleinerung des ganzen Körpers. 1 Die Nervenstreifen, im Begriff den Nervenring zu bilden, 2 Primärtentakel.

Fig. 791. **Zwischenstadium zwischen Auricularia und tonnenförmiger Puppe von Synapta,** nach Semon. *I—V* Die Anlagen der 5 Wimperreifen, 1 der Mundtrichter, 2 die Primär-, 3 die Secundärausstülpungen des Wassergefässringes, 4 Stücke des Kalkringes, 5 Cölomblase, 6 Wassergefässring.

etwas davor. An der Berührungsstelle bricht eine Oeffnung durch, der Mund.

Der mittlere Theil des Darmes (Mitteldarm) schwillt an und setzt sich deutlich vom Vorderdarm und vom Enddarm ab.

Die Larve hat inzwischen — die Einsenkung der Bauchseite ist dabei der wichtigste Vorgang — jene Gestaltsveränderungen erfahren, welche sie in das Stadium der Auricularia überführen. Die allgemeine Bewimperung ist verschwunden; vom allgemeinen Wimperkleid hat sich nur der circumorale Wimperkranz und der adorale Wimperstreifen erhalten, und die nähere Umgebung des Mundes hat sich zu einem Mundvorhof eingesenkt (Fig. 785—788).

Fig. 792.

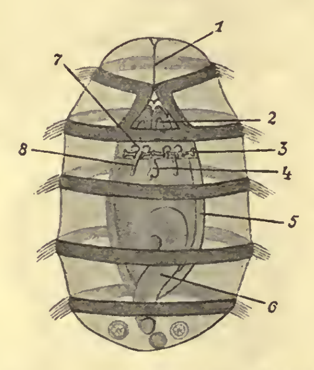


Fig. 793.

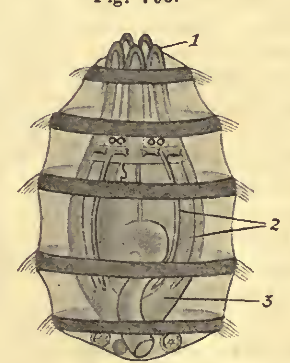


Fig. 792. **Junge tonnenförmige Larve** (**Puppe**), nach Semon. 1 Mundtrichter, 2 Tentakel, 3 Kalkstücke des Kalkringes, 4 Poli'sche Blase, 5 linkes Cölom, 6 Enddarm, 7 Gehörbläschen, 8 Secundärausstülpung des Hydrocölringes.

Fig. 793. **Tonnenförmige Larve,** deren Tentakel (1) beginnen aus dem sich öffnenden Mundtrichter hervorzuragen, nach Semon. 2 Körperwassergefässe = Secundärausstülpungen des Ringkanales, 3 das sich stark aufblähende Enterocöl.

Die Umwandlung der Auricularia in die tonnenförmige Larve (Fig. 789—794). Die Auricularia verwandelt sich nicht direct in die junge Holothurie, sondern durch Vermittelung eines Zwischenstadiums, das man früher als Puppenstadium bezeichnete, weil auf demselben die Larve keine Nahrung zu sich nimmt.

Die Auricularia nimmt eine tonnenförmige Gestalt an. Die circumorale Wimperschnur atrophirt an 16 Stellen, welche in der schematischen Abbildung bezeichnet sind. Die übrig bleibenden 16 Wimperstreifenstücke aber wachsen aus und vereinigen sich in der durch die Figuren veranschaulichten Weise zu 5 den tonnenförmigen Körper vollständig umgürtenden Wimperreifen. Die Mitte des früheren Mundfeldes wird von 4 zusammen ein Viereck bildenden Wimperstreifenstücken umgrenzt, die sich mit einander vereinigen. Der von ihnen umschlossene Theil des ursprünglichen Mundfeldes sinkt in die Tiefe und vergrössert so den Mundvorhof. Das Wimperviereck wird selbst in die Tiefe hinuntergezogen und bildet das Mundschild. Der geräumige Mundvorhof schliesst sich von der Aussenwelt bis auf eine sehr enge Zugangsöffnung ab und verlagert sich ganz nach vorn, so dass nunmehr die Oeffnung des Mundvorhofes, die in seinem Grunde liegende Mundöffnung und die Afteröffnung annähernd in der Axe des tonnenförmigen Körpers liegen.

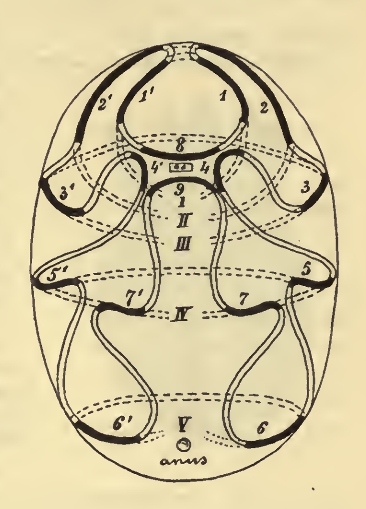


Fig. 794 Schema über die Entstehung der 5 Wimperreifen der Holothurienpuppe aus den Stücken der Wimperschnur 1—7 und 1^1—7^1 der **Auricularia**, nach Ludwig. Die Stücke der Wimperschnur sind breit schwarz gezeichnet, die Unterbrechungen hell gelassen. 8 Das präorale, 9 das postorale Uebergangsstück der Wimperschnur, *os* Mund. Die punktirten Linien geben die Richtungen an, in denen sich die Stücke der Auriculariawimperschnur zu den 5 Reifen (*I—V*) ergänzen und verbinden.

Auf den älteren Auriculariastadien und während der Umwandlung in die tonnenförmige Larve spielen sich im Inneren wichtige Vorgänge ab.

Frühzeitig treten (schon bei jüngeren Auricularien) Kalkkörper im Mesenchym auf. Bei der bekanntesten Auricularialarve (von Synapta digitata) erscheinen sie in Form von Rädchen in den beiden hinteren Zipfeln der Larve.

Die Hydrocölblase nimmt eine hufeisenförmige Gestalt an, wobei sie den Bogen der Rückenseite zukehrt. Es treten an der convexen Seite der hufeisenförmigen Blase 5 Ausstülpungen auf. Dann umfasst die Blase mit ihren beiden Schenkeln den Vorderdarm; die beiden Schenkel wachsen einander um den Darm herum entgegen, bis sie schliesslich (wahrscheinlich in der rechten Körperhälfte) zusammentreffen und mit einander verwachsen. Aus dem hufeisenförmigen Hydrocöl ist jetzt der geschlossene, den Schlunddarm umgebende Wassergefässring geworden, welcher nach wie vor durch den primären Steinkanal am dorsalen Wasserporus mit der Aussenwelt communicirt.

Die 5 Ausstülpungen der hufeisenförmigen Hydrocölblase lassen sich am nunmehrigen Hydrocölring, im Umkreise des Vorderdarmes deutlicher

erkennen. Sie sind anfänglich nach vorne gerichtet, biegen dann aber bei weiterem Wachsthum sehr bald nach hinten um, wo sie als die Anlagen der Radialkanäle des Wassergefässsystems unter der Leibeswand in den 5 Radien nach hinten fortwachsen. Sehr frühzeitig treten an den Anlagen der Radialkanäle oralwärts gerichtete Seitenausstülpungen, die Anlagen der Fühlerkanäle, auf.

Die hier gegebene Darstellung der ersten Differenzirungsvorgänge an der Hydrocölblase gelten für die erst kürzlich genau auf ihre Entwickelung untersuchte Cucumaria Planci. Bei anderen Holothurien, wenigstens bei Synapta digitata, liegen die Verhältnisse nach den Beobachtungen früherer Autoren wesentlich anders. Die ersten 5 Ausbuchtungen des Hydrocöls werden hier ausschliesslich zu den Fühlerkanälen, und erst nach erfolgtem Auftreten dieser Anlagen der Fühlerkanäle bilden sich, alternirend mit diesen, 5 weitere Ausstülpungen des Hydrocöls, die Anlagen der Radialkanäle.

Indem man zugleich aus gewissen Befunden den Schluss zog, dass diese letzteren sich interradial anlegen und erst secundär in die Radien verschieben, konnte man zu der Ansicht kommen, dass die Fühlerkanäle der Holothurien den Radialkanälen der übrigen Echinodermen homolog und dass die Radialkanäle der Holothurien bei den übrigen Echinodermen nicht repräsentirt seien. Die oben mitgetheilten Befunde an der Larve von Cucumaria Planci widersprechen dieser Ansicht, die dem vergleichenden Anatomen von vornherein unwahrscheinlich erscheinen musste.

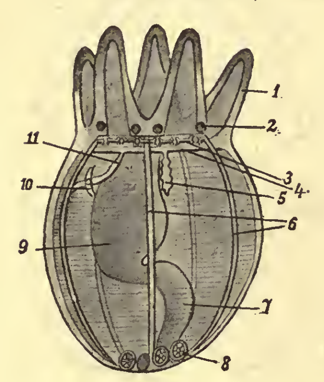


Fig. 795. Junge Synapta (Pentactula), nach Semon. 1 Mundtentakel, 2 Gehörbläschen, 3 Stücke des Kalkrings, 4 Wassergefässring, 5 Poli'sche Blase, 6 Radiärgefässe des Wassergefässsystems, 7 Enddarm, 8 Kalkrädchen, 9 Mitteldarm, 10 Madreporit, 11 Steinkanal.

Sehr bemerkenswerth ist die Thatsache, dass bei Synapta die Radialkanäle ontogenetisch auftreten, während sie beim erwachsenen Thiere fehlen.

Auch die Poli'sche Blase tritt als eine Ausstülpung des Ringkanales auf; bei Cucumaria Planci bildet sie sich an derselben Stelle, wo sie beim erwachsenen Thier liegt, im linken, dorsalen Interradius.

Die Füsschen entstehen als Ausbuchtungen der Radialkanäle, welche das Ectoderm nach aussen vor sich hertreiben. Zuerst entstehen bei C. Planci simultan zwei Füsschen am hinteren Körperende. Beide Füsschen gehören dem medio-ventralen Radialkanal an.

Die Differenzirung der Enterocölblase. Nachdem sich die Hydro-Enterocölblase in die Hydrocölblase und in die Enterocölblase getheilt hat, wächst letztere nach hinten in die Länge, wobei sie sich mit ihrem fortwachsenden Hinterende allmählich über den Darm hinweg an dessen rechte Seite (in den rechtsseitigen Theil der Furchungshöhle) vorschiebt. Es liegt jetzt der vordere Theil der Enterocölblase links, der hintere rechts neben dem Darm (Fig. 785). Beide sondern sich durch eine quere über dem Darme auftretende Einschnürung vollständig in eine linke und rechte Enterocölblase.

Jede Blase legt sich an den Darm an und bekommt, indem sie sich vergrössert, die Gestalt einer uhrglasförmigen, hohlen Scheibe.

Das Nervensystem der Larve. Bei der Auricularialarve findet sich jederseits auf der Bauchseite, im Mundfelde, eine flimmernde Ectodermleiste, in deren Tiefe Ganglienzellen liegen und longitudinale Nervenfasern verlaufen. Die Leiste besteht aus zwei Schenkeln, die in einem gegen den Mund offenen, stumpfen Winkel zusammenstossen. Von den beiden Enden und vom Winkel einer jeden Leiste gehen Nervenfasern an die circumorale Wimperschnur ab.

Bildung der Fühler. Die Fühlerkanäle, mögen sie seitliche Ausbuchtungen der Radialkanäle oder directe Ausstülpungen des Wassergefässringes darstellen, wachsen gegen den Mundvorhof und drängen dessen Ectodermwand vor sich her. Der ectodermale Ueberzug, den sie so bekommen, rührt vom „Mundschild“, also indirect von Theilen des ursprünglichen circumoralen Wimperreifens der Auricularialarve her. Die Fühler (zuerst bilden sich ihrer 5) bleiben während des Puppenstadiums im Mundvorhof verborgen.

Umwandlung der tonnenförmigen Larve in die junge Holothurie (Fig. 795 und 796). Die *äusseren Veränderungen* sind folgende. Die Wimperreifen atrophiren. Die Fühler treten aus dem Vorhof, der sich weit öffnet und ausbreitet, frei hervor und nehmen an Zahl zu. Bei den Actinopoden bilden sich Füsschen in allen 5 Radien.

Eine wichtige Thatsache ist die, dass bei der relativ einfachen Metamorphose der Holothurien nicht nur das gesammte ectodermale Epithel der Larve in das Körperepithel der Holothurie übergeht, sondern dass überhaupt keine Larvenorgane eliminirt werden.

Die nachfolgende Darstellung bezieht sich auf *Cucumaria Planci.*

Die Fühler. Von den zuerst gebildeten 5 Fühlern kommt auffallender Weise nicht je einer auf einen Radialkanal. Vielmehr beziehen zwei von den 5 Fühlern ihre Fühlerkanäle vom medio-ventralen, zwei weitere vom linken dorsalen Radialkanal. Der fünfte Fühler gehört zum rechten dorsalen Radialkanal. Erst sehr spät treten weitere Fühler auf, und zwar zunächst zwei, ein sechster und siebenter. Sie gehören den beiden seitlichen ventralen Radien an, die bisher fühlerlos blieben.

Der Steinkanal. Am primären Steinkanal bildet sich eine nach vorn gerichtete Ausbuchtung, deren Epithel sich abflacht: die *Madreporenblase.* An ihrer Wand bildet das Mesenchym eine gitterförmig durchbrochene, unvollständige Kalkschale.

Der auf der rechten Seite des nunmehr gebildeten Mesenteriums liegende Wasserporus obliterirt später, und noch später öffnet sich die Madreporenblase in die Leibeshöhle und wird so zum *secundären inneren Madreporiten.*

Die Radialkanäle. Die 5 Radialkanäle entwickeln sich nicht gleichmässig rasch und, es sei dies hier gleich gesagt, ebensowenig die Radialnerven und radiären Längsmuskeln. Allen voran eilt jeweilen das medio-ventrale Organ (Radialkanal, Radialnerv, Längsmuskel), dann folgen die Organe der beiden dorsalen und erst nachher die Organe der beiden seitlichen ventralen Radien.

Die Füsschen. Der eben charakterisirten Reihenfolge entspricht es auch, dass die zwei ersten schon besprochenen Füsschen dem ventralen Radius angehören (Fig. 796). Auch die zwei nächstfolgenden Füsschen gehören dem medio-ventralen Radialkanal an und treten — und das gilt im Allgemeinen als Regel für die neu auftretenden Füsschen — vor den schon

bestehenden auf. Das fünfte Füsschen gehört dem linken dorsalen Radialkanal an. (Uebereinstimmung mit der Reihenfolge der Fühleranlagen.)

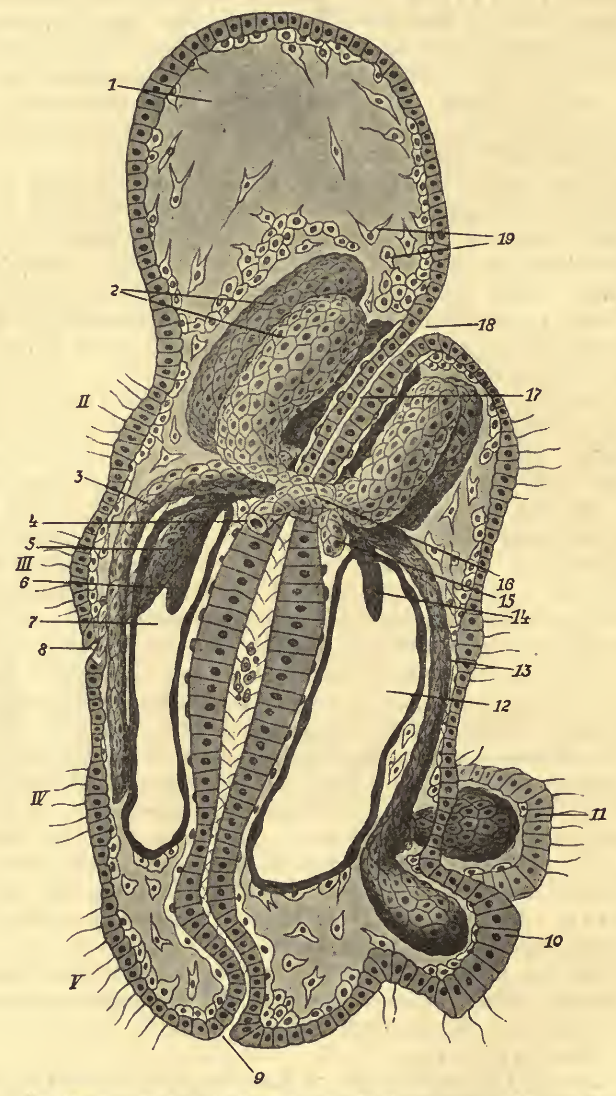


Fig. 796. Längsschnitt einer Larve von Cucumaria doliolum, nach Selenka. 1 Kopfbuckel mit Gallertkern, 2 Tentakelgefässe, 3, 6, 15, 14, 13 Radiargefässe, 5 Steinkanal, 8 Madreporit, 4 abgeschnittene Poli'sche Blase, 7 und 12 Cölom, Enterocölblasen, 9 Anus, 10 und 11 die beiden ersten Füsschen, 16 Ringkanal des Wassergefässsystems, 17 Schlund, 18 Mund, 19 Mesenchymzellen, *II*, *III*, *IV*, *V* Wimperreifen.

Es liegen Beobachtungen vor, welche darthun, dass bei Holothurien mit zerstreuter Füsschenanordnung diese Anordnung ontogenetisch eine secundäre ist. Ebenso zeigen Thiere mit mehreren Füsschenreihen in jedem Radius auf jungen Stadien eine zweizeilige oder zickzackförmige Füsschenreihe.

Das Nervensystem. Vom Nervensystem legt sich zuerst der orale Ringnerv an und zwar als ein ectodermaler Ringwulst am Boden des Mundvorhofes der Larve. Er entsendet in der Richtung der Anlagen der Radialkanäle 5 streifenförmige Fortsätze, die Anlagen der Radialnerven.

Indem die Anlagen des Ringnerven und der Radialnerven subepithelial werden, entsteht zugleich zwischen ihnen und dem über sie hinwegziehenden Körperepithel ein feiner Spaltraum: der Epineuralkanal.

Die Anlagen der 5 Radialnerven wachsen zusammen mit den Anlagen der Radialkanäle nach hinten.

Bei Cucumaria Planci scheint kein larvales Nervensystem vorzukommen. Bei Synapta hingegen liefert das larvale Nervensystem die erste Anlage des definitiven. Die beiden seitlichen Nervenleisten der Auricularialarve rücken bei der Bildung des Mundvorhofes der tonnenförmigen Larve ebenfalls in diesen hinein. Sie verbinden sich dann mit ihren freien Enden von beiden Seiten her zu einem die Mundöffnung umkreisenden Ringe, der Anlage des Nervenringes.

Der Darm zeigt frühzeitig die für das erwachsene Thier charakteristische Windung.

Vom Kalkring treten zuerst — am Ringkanal, und wie alle Kalkgebilde vom Mesenchym erzeugt — die 5 Radialstücke auf. Das medioventrale Kalkstückchen ist von Anfang an das grösste.

Das Enterocöl. Die rechte und linke Enterocölblase umwachsen den Darm. Wo sie ventralwärts zusammenstossen, öffnen sie sich in einander. Dorsalwärts drängen sie die Mesenchymzellen zu einem senkrechten Blatt zusammen. So kommt das dorsale (vordere) Mesenterium zu Stande. Das mittlere und das hintere Mesenterium kommt wahrscheinlich dadurch zu Stande, dass sich die beiden Enterocölsäcke in ihrem hinteren Theile um den Darm herum drehen.

Die viscerale Wand des Enterocöls, die sich an den Darm anlegt, drängt die Mesenchymzellen, die sich stark vermehrt haben, um die entodermale Darmwand zu einer Schicht zusammen, welche zur Bindegewebsschicht des Darmes wird. In ähnlicher Weise drängt die parietale Wand des Enterocöls die peripheren Mesenchymzellen zu einer unter dem ectodermalen Körperepithel liegenden Schicht zusammen, aus der die Cutis der Leibeswand hervorgeht.

Indem sich die Enterocölblasen so bedeutend vergrössert haben, dass sie den Darm allseitig umgeben, dass ferner die parietale Wand sich an die Körperwand, die viscerale Wand an die Darmwand des jungen Thieres anlegt, und indem sie sich ventralwärts in einander geöffnet haben, ist aus dem bei der Larve engen und schlitzförmigen Hohlraum der uhrglasförmigen Enterocölbläschen die grosse geräumige Leibeshöhle geworden.

Die viscerale Wand des Enterocöls liefert die Darmmusculatur und die Endothelauskleidung des Darmes; die parietale Wand des Enterocöls lässt aus sich die Längs- und Ringmusculatur der Leibeswand und ihren Endothelüberzug hervorgehen. Indem die Musculatur aller Theile des Wassergefässsystems von der Epithelwandung dieses Systems gebildet wird, erweist es sich, dass die gesammte Musculatur des Holothurienkörpers epithelialen Ursprungs ist.

Das Blutlacunensystem tritt in Form von Lücken in der binde-

gewebigen (mesenchymatösen) Schicht der betreffenden Organe (Haut, Darm etc.) auf.

Die erste Anlage der Geschlechtsorgane, der Kiemenbäume und Cuvier'schen Organe ist unbekannt.

Nicht alle Holothurien durchlaufen ein deutlich ausgeprägtes Auricularia-Stadium. So geht z. B. die Gastrulalarve von Cucumaria Planci direct in das Stadium der tonnenförmigen Larve über. Immerhin ist „die Mundbucht der Cucumarialarve im Beginne ihrer Bildung an ihrem Rande von guirlandenförmigen Ectodermwülsten (Wimperwülsten) besetzt, welche sich in ihrer Gesammtheit mit der Wimperschnur einer Auricularia vergleichen lassen". Es wäre also noch eine Spur des Auricularia-Stadiums erhalten.

Der präorale Bezirk der Cucumarialarve ist als Kopfbuckel stark aufgetrieben, und in seinem Gallertkern findet frühzeitig eine intensive Wucherung und Vermehrung der Mesenchymzellen statt. Dieses Füllgewebe des Kopfbuckels wird später als Nahrung für die sich anlegenden und weiterentwickelnden Organe resorbirt.

Die Symmetrieebene der jungen Holothurie stimmt nicht mit der Symmetrieebene der Larve überein, sondern weicht vorn nach links, hinten nach rechts von ihr ab. Die Längsaxe der jungen Holothurie weicht vorn ventralwärts, hinten dorsalwärts von der Längsaxe der Larve ab.

C. Ontogenie der Echinoidea.

Die nachfolgende Darstellung ist eine Zusammenfassung der von verschiedenen Forschern bei verschiedenen Echinoideen gewonnenen Resultate.

Die Furchung ist eine totale und in eigenthümlicher Weise inäquale. Die Ungleichheit zwischen den Blastomeren wird aber bald fast ganz aufgehoben. Es bildet sich eine kuglige oder eiförmige oder (bei Echinocyamus pusillus) langgestreckt-elliptische Cöloblastula mit einschichtiger Wand, die sich mit langen Geisselhaaren (je ein Geisselhaar per Zelle) bedeckt.

Die Wandung der Blastula ist an dem einen (dem vegetativen) Pole verdickt. An dieser verdickten Stelle theilen sich die Blastodermzellen lebhaft, so dass die Wand zwei- bis dreischichtig wird. Die tieferen Zellen rücken successive in die Furchungshöhle, werden amöboid und stellen die ersten Mesenchymzellen dar. An dieser selben Stelle senkt sich die Blastulawand zum Urdarm ein. Die Blastula wird zur Gastrula. Während dieses Invaginationsvorganges nimmt die Einwanderung von Mesenchymzellen aus der Wandung des Urdarmes in das Blastocöl ihren Fortgang.

Bei Echinocyamus (und anderen Echinoideen?) sind schon auf dem Blastulastadium die Zellen der Blastulawand an dem animalen (der Stelle des späteren Blastoporus gegenüberliegenden) Pole höher als die übrigen und ihre Geisselhaare weniger beweglich. Diese differente Stelle (larvales Sinnesorgan? Scheitelplatte?) lässt sich auch noch auf den nächstfolgenden Stadien erkennen.

Erstes Pluteusstadium. Die Gastrula wird auf der einen Seite (der Bauchseite) concav, an der gegenüberliegenden Seite (der Rücken-

seite) convex. Die Larve ist jetzt bilateral-symmetrisch. Der Blastoporus bezeichnet anfänglich an der Larve das Hinterende, dann rückt er etwas auf die Bauchseite in eine hinter der ventralen Vertiefung liegende hügelförmige Hervorwölbung des Körpers, das Afterfeld. Der Vorderrand dieses Afterfeldes zieht sich jederseits in zwei divergirend nach vorn gerichtete Fortsätze, die beiden hinteren ventralen Arme, aus (Fig. 798). Im allgemeinen Wimperkleid hebt sich die circumorale, auf die Arme sich fortsetzende, Wimperschnur ab.

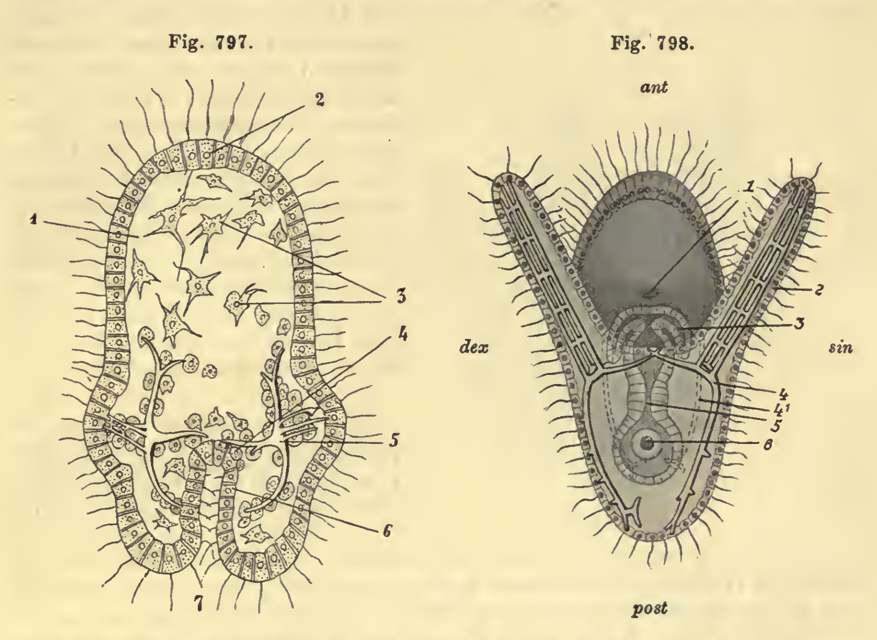


Fig. 797. Echinocyamus pusillus, Gastrula, 40 Stunden nach der Befruchtung, nach Théel. 1 Blastocöl, 2 Scheitelverdickung des Ectoderms, 3 Mesenchymzellen, 4 Bildnng und Auswanderung derselben am Grnnde des Urdarms, 5 die ersten beiden Kalkspicnla, 6 Urdarm, 7 Urmund, Blastoporus.

Fig. 798. Echinocyamus pusillus, junger Plnteus von ca. 48 Stnnden nach der Befruchtung, nach Théel; von der Bauchseite. 1 Anlage des Larvenmnndes, 2 die ersten Arme, 3 die Anlage des Hydro-Enterocöls am Grunde des Urdarms, 4 Larvenskelet, 4^1 dorsale Aeste desselben, 5 Urdarm, 6 Urmund, Blastoporus.

Während des ersten Larvenstadiums gehen ferner die folgenden wichtigen inneren Veränderungen vor sich. Im Mesenchym entwickeln sich die beiden ersten lateralen Kalkspicula und entsenden Stützstäbe in die beiden einzigen auf diesem Stadium vorhandenen, hinteren ventralen Arme. (Die ersten Anlagen dieser beiden Spicula sind schon bei der Gastrulalarve zu erkennen.)

Bildung des Hydro-Enterocöls. Das vordere blinde Ende des Urdarms zeigt jederseits eine kleine Ausstülpung, die sich nach hinten verlängert. Der Urdarm selbst schnürt sich unmittelbar hinter diesen Ausstülpungen ein, die sich schliesslich in Form einer hufeisenförmigen Blase, mit zwei nach hinten gerichteten, dem Urdarm anliegenden Schenkeln, von ihm sondern. Diese Entero-Hydrocölblase theilt sich sofort in ihre zwei seitlichen Schenkel, in zwei seitliche Entero-Hydrocölblasen.

Die Theilung scheint bei gewissen Arten schon zur Zeit der Abschnürung des Hydro-Enterocöls vom Urdarm zu erfolgen.

Gleich bei Beginn der Bildung des Hydro-Enterocöls fängt der Darm an, durch immer deutlicher werdende quere Einschnürungen drei Abschnitte erkennen zu lassen: Enddarm, Mitteldarm und Oesophagus. Alle drei Abschnitte, vor allem aber der mittlere (Magendarm), fangen an sich blasenförmig zu erweitern. Indem der Blastoporus als Larvenafter vom vegetativen Pol weit wegrückt und sich ventralwärts in die Mitte des Afterfeldes verlagert, erscheint nunmehr der senkrecht aufsteigende Enddarm gegen den Mitteldarm abgeknickt (Fig. 799). Nach erfolgter Abschnürung des Hydro-Enterocöls biegt das neue blinde Ende des Darmes ventralwärts und begegnet bald einer kleinen Einstülpung des Ectoderms der vertieften Bauchseite der Larve. Beide Theile brechen in einander durch, wodurch der Larvenmund mit dem Lumen des Vorderdarmes in offene Communication tritt.

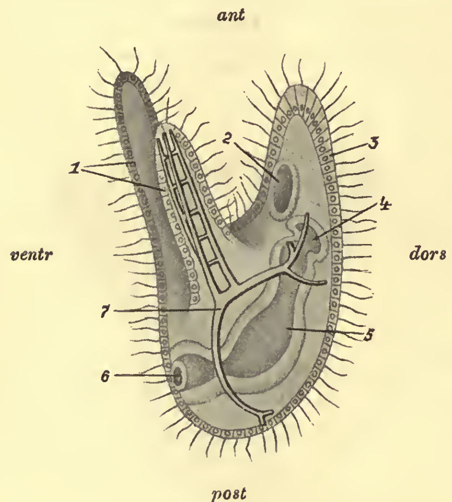


Fig. 799. Dieselbe Larve von der linken Seite, nach THÉEL. 1 Die ersten Larvenarme, 2 Anlage des Larvenmundes, 3 Ectoderm, 4 Hydro-Enterocölanlage, 5 Urdarm, 6 Blastoporus, 7 Larvenskelet.

Von den beiden zu Seiten des hinteren Theiles des Vorderdarmes liegenden Hydro-Enterocölbläschen öffnet sich das linke durch einen in der Mitte des Rückens gelegenen Wasserporus nach aussen.

Während der letzten Zeit des ersten Larvenstadiums treten an der Wand des Oesophagus contractile Fasern auf, die kräftige Contractionen dieses Darmabschnittes ermöglichen.

Zweites Larvenstadium. Die beiden hinteren dorsalen Arme wachsen aus. Sie werden gestützt durch die stabförmigen Fortsätze von zwei neuen Kalkkörpern, die im Mesenchym aufgetreten sind. Auf der linken Seite, in dem Winkel zwischen dem hinteren dorsalen und dem hinteren ventralen Arm, tritt eine Ectodermeinstülpung (Fig. 800 $_3$) auf, welche sich flaschenförmig in das Blastocöl einsenkt. Diese Einstülpung spielt eine wichtige Rolle bei der Verwandlung der Larve in den jungen Seeigel.

Drittes Stadium (ausgewachsene Pluteuslarve). Die beiden vorderen dorsalen und die beiden vorderen ventralen Arme wachsen aus (vergl. Fig. 781 und 782). Auf der Rückenseite tritt ein fünftes unpaares Kalkspiculum auf, und zwar in unmittelbarer Nähe des Wasserporus, es entsendet Fortsätze, von denen zwei in die vorderen dorsalen Arme hineintreten und sie stützen. Der Körper hat sich verkürzt und in seinem hinteren Bezirk fast kugelig abgerundet.

Weiterdifferenzirung des Hydro-Enterocöls. Wir haben dasselbe verlassen auf dem Stadium, wo es aus zwei seitlichen dem Darm anliegenden Blasen bestand. Nun theilt sich jede Blase durch eine Einschnürung in eine vordere und in eine

hintere. Die beiden vorderen liegen zu Seiten des hinteren Theiles des Oesophagus, die beiden hinteren zu Seiten des Magendarmes. Die linke vordere Blase mündet durch den Wasserporus nach aussen; die übrigen drei haben mit dem zukünftigen Wassergefässsystem nichts zu thun, wir bezeichnen sie als rechte vordere, rechte hintere und linke hintere Enterocölblase. Etwas später sieht man an der linken Seite drei Blasen (Fig. $800_{2}, _{4}, _{5}$). Von diesen stehen die vordere und die mittlere mit einander in Communication, während die hintere gesondert ist und sich von hinten halbmondförmig an die mittlere anlegt. Die linke vordere Blase (die linke vordere Enterocölblase) ist es, welche durch den Wasserporus ausmündet, sie wird aber nicht zum Hydrocöl, sondern die mit ihr in Verbindung stehende mittlere Blase stellt jetzt die Anlage des Hydrocöls dar. Es ist wahrscheinlich, daß sie durch Abschnürung aus der linken vorderen Hydro-Enterocölblase hervorging.

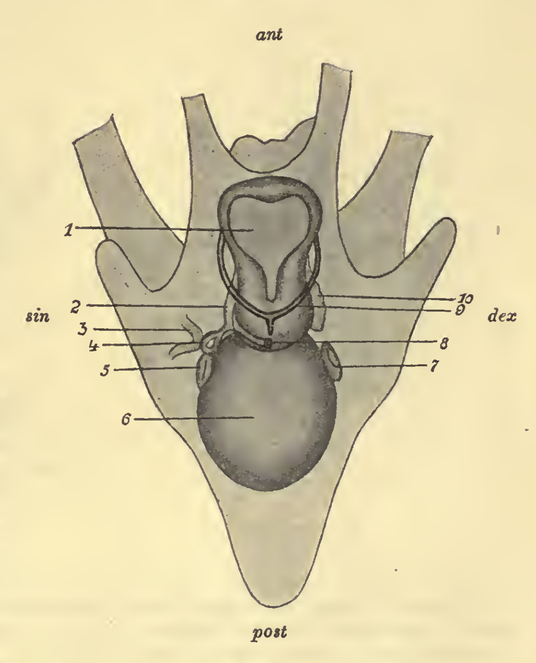


Fig. 800. Dorsalansicht eines Echiniden-Pluteus zur Demonstration der Hydro-Enterocölverhältnisse, nach BURY. *ant* **Vorn,** *post* **hinten,** *sin* **links,** *dex* **rechts, 1 Larvenschlund, 2 linkes vorderes Enterocöl, 3 Ectodermeinstülpung, 4 Hydrocölanlage, 5 linke hintere Enterocölblase, 6 Magendarm, 7 rechtes hinteres Enterocöl, 8 Hydroporus, 9 unpaares dorsales Skeletstück, 10 rechtes vorderes Enterocöl. Die Arme sind nicht ganz dargestellt.**

Es existiren jetzt auf der linken Seite folgende Hydro-Enterocölverhältnisse. Der Wasserporus führt in das hintere Ende einer linken vorderen Enterocölblase, diese steht selbst wieder durch eine eingeschnürte Stelle mit der Hydrocölblase in Verbindung. Die Hydrocölblase selbst wird von dem hinteren linken Enterocöl hufeisenförmig von hinten umfasst. Der Steinkanal geht nicht aus dem Wasserporus hervor, sondern aus dem sich kanalförmig ausziehenden Verbindungsstück zwischen der linken vorderen Enterocölblase und der Hydrocölblase. Das linke vordere Enterocöl dürfte zur Madreporenampulle werden.

(Die hier gewählte Darstellung von der Differenzirung des Hydro-Enderocöls darf nicht als vollständig gesichert gelten. Die Beobachtungen sind noch nicht lückenlos und unter einander durchaus nicht in Uebereinstimmung.)

Umwandelung der Pluteuslarve in den jungen Seeigel. Die Metamorphose ist noch lange nicht in befriedigender Weise ermittelt, was mit der grossen Schwierigkeit der Untersuchung zusammenhängt.

Eine wichtige Rolle spielt bei der Formgestaltung des Seeigelkörpers die obenerwähnte linksseitige flaschenförmige Einstülpung des Ectoderms. Die Einstülpung wächst mit ihrem sich verdickenden Boden gegen das Hydrocöl vor und lagert sich als „Seeigelscheibe“ an dasselbe von aussen an (Fig. 801). Die verdünnten Seitenwände der bauchigen Flasche, die mit ihrem Halse immer noch mit dem Larvenectoderm in Verbindung steht, werden als Amnion bezeichnet.

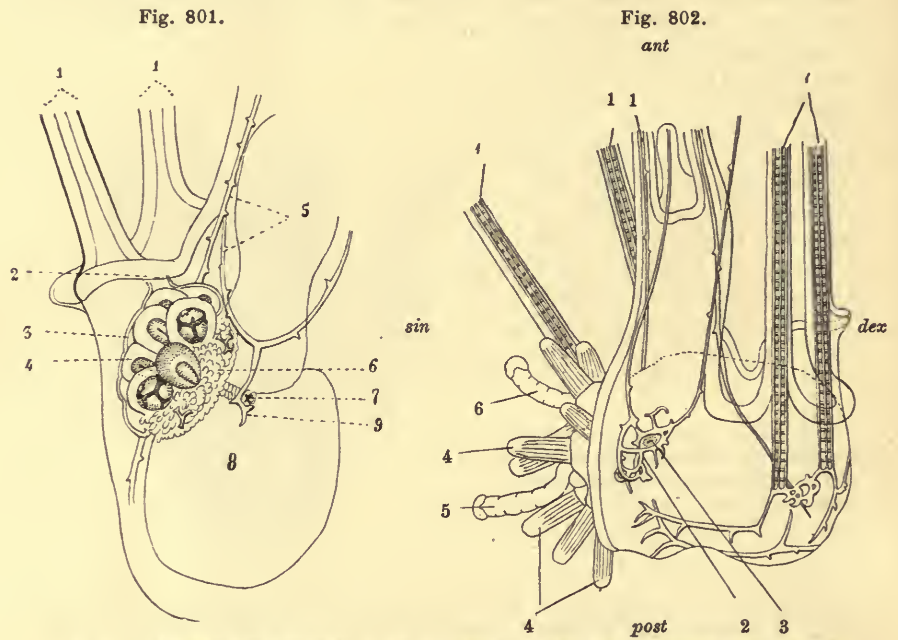


Fig. 801. **Anlage des Seeigels in der Pluteuslarve von Echinocyamus pusillus**, nach Théel. Der Pluteus von der Dorsalseite gesehen, nur die linke Seite fertig gezeichnet. 1 Pluteusarme, 2 Einstülpungsöffnung der Tasche 3, deren Boden die orale Körperwand des Seeigels bilden wird, 4 Ausstülpungen des Hydrocöls, welche den Boden dieser Tasche vor sich her drängen und die ersten Ambulacraltentakel bilden, 5 Skeletstäbe des Pluteus, 6 Hydrocöl, 7 Hydroporus, 9 in der Nähe desselben liegender Theil eines Skeletstückes, welcher wahrscheinlich zum Madreporiten wird, 8 Magendarm.

Fig. 802. **Dorsalansicht einer ungefähr 45 Tage alten Larve von Echinocyamus pusillus**, nach Théel. 1 Die Larvenarme mit ihren Kalkstäben, 2 unpaarer Kalkstab, mit einem Theile den Rückenporus 3 umgebend, 4 Stacheln, 5 und 6 Primärtentakel des jungen Seeigels, *ant* vorn, *post* hinten, *sin* links, *dex* rechts.

Die Hydrocölblase nimmt Hufeisenform an und treibt zugleich 5 Ausstülpungen, welche die Seeigelscheibe, d. h. den Boden der flaschenförmigen Einstülpung vor sich her treiben. So ragen jetzt in den immer geräumiger werdenden Hohlraum der Flasche 5 hohle Schläuche vor, die 5 primären Tentakel, welche ihren Ueberzug von der sich immer weiter ausbreitenden Seeigelscheibe erhalten. Diese Seeigelscheibe bildet die orale Wand (doch wohl nur das Epithel und die Nerven?) des jungen Seeigelkörpers, während die apicale Wand direct vom larvalen Rückenectoderm des Pluteus gebildet wird.

[Ueber das Schicksal des Amnion lauten die Angaben für verschiedene Formen verschieden. Bald soll dasselbe, indem sich der Amnionsack

weit öffnet und ausbreitet, ebenfalls in den jungen Seeigel hinübergehen und einen ringförmigen Hautbezirk zwischen apicaler und oraler Körperoberfläche liefern; bald soll der Amnionsack geschlossen bleiben und das Amnion sammt einem Theil der Larvenhaut beim Uebergang der Larve in den jungen Seeigel zu Grunde gehen.]

Die Larvenarme gehen zu Grunde, ihre Spicula werden grösstentheils resorbirt. Meist haftet dem ganz jungen Seeigel noch dieser oder jener Pluteusarm an (Fig. 803).

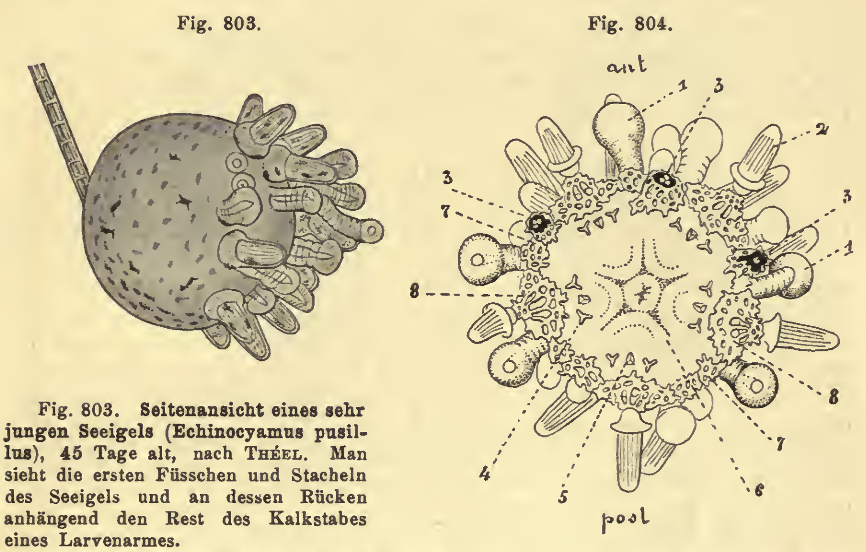


Fig. 803. **Fig. 804.**

Fig. 803. Seitenansicht eines sehr jungen Seeigels (Echinocyamus pusillus), 45 Tage alt, nach Théel. Man sieht die ersten Füsschen und Stacheln des Seeigels und an dessen Rücken anhängend den Rest des Kalkstabes eines Larvenarmes.

Fig. 804. Echinocyamus pusillus, junger Seeigel von ca. 45 Tagen, von der Oralseite, nach Théel. *ant* Vorderes unpaares Ambulacrum, *post* hinteres unpaares Interambulacrum, 1 Tentakel, 2 Stacheln, 3 Sphäridien in ihren Nischen, 4 Stücke des Kaugerüstes, 5 Zähne, 6 Mundhaut, der Mund ist noch nicht gebildet, 7 radiale Skeletstücke, 8 interradiale Skeletstücke.

Der Darm, jedenfalls der ganze Magen, das sich ausdehnende Enterocöl und das auswachsende Hydrocöl werden in den jungen Seeigel hinübergenommen; doch hat derselbe zunächst weder Mund noch After, so dass bei den Echinoiden Mund und Anus der Larve nicht direct in die entsprechenden Bildungen des erwachsenen Thieres übergehen.

Ueber die Bildung des Mundes und definitiven Schlundes lautet eine Angabe so, dass der Schlund erst, nachdem sich das Hydrocöl-Hufeisen zum Ringe geschlossen hat, vom Darm auswächst, durch den Wassergefässring hindurchtritt und sich inmitten der zur oralen Körperhaut werdenden Seeigelscheibe durch den definitiven Mund nach aussen öffnet.

Die Pedicellarien treten sehr frühzeitig auf. Man findet sie gelegentlich schon auf der Rückenseite von Pluteuslarven älterer Stadien.

Der Waserporus wird zum Madreporiten, und das unpaare Spiculum, welches beim älteren Pluteus in seiner unmittelbaren Nähe sich bildete, wird, indem es zu einer Gitterplatte auswächst, zum Madreporitenbasale. Vier weitere Platten, die sich über dem rechten Enterocöl der Larve anlegen, werden zu den übrigen Basalia. In ihrer Mitte erkennt man frühzeitig das Dorsocentrale. Auf der Oral-

seite, am peripheren Theile der ursprünglichen Seeigelscheibe, wo die primären Füsschen zur Entwickelung gelangten, treten die ersten Ambulacral- und Interambulacralplatten, mit den selbständig über ihnen sich bildenden Stachelanlagen und Sphäridien auf (Fig. 804). In dem von dem Kranz der Ambulacral- und Interambulacralplatten umsäumten, zukünftigen Mundfeld bilden sich 30 kleine Kalkcentra, je 3 in jedem Radius und in jedem Interradius: die Anlagen der Stücke des Kauapparates. Die mittleren Kalkstücke der Interradien werden zu den Zähnen.

Ueber das definitive Schicksal der übrigen 25 Stücke, über dasjenige des Enterocöls, des Hydrocöls (z. B. die Reihenfolge des Auftretens der Füsschen), die Anlage des Nervensystems, den Ursprung der Radialplatten etc. ist man so gut wie gar nicht orientirt.

D. Ontogenie der Asteroidea.

Die Furchung ist eine totale und führt zur Bildung einer Coeloblastula, aus der durch Einstülpung eine Coelogastrula hervorgeht. Die Mesenchymbildung erfolgt in der schon bei den Holothurien und Echinoideen geschilderten Weise und beginnt entweder schon im Blastula- oder erst im Gastrulastadium. Im ersteren Fall ist es der sich zum Urdarm einstülpende Theil des Blastoderms, von welchem die Mesenchymbildung ausgeht und sich auch noch nach erfolgter Einstülpung fortsetzt. Auch im letzteren Falle ist das Entoderm die Bildungsstätte der in das Blastocöl auswandernden Mesenchymzellen. Doch liegen auch Angaben vor, welche dahin lauten, dass zwar die meisten Mesenchymzellen vom Entoderm abstammen, dass aber auch das Ectoderm sich an der Bildung des Mesenchyms betheilige.

Bei der älteren Gastrulalarve von Asterias vulgaris erscheint das Ectoderm an dem dem Blastoporus gegenüberliegenden (aboralen) Pole verdickt (Rudiment einer Scheitelplatte?).

Für die weitere Darstellung der Asteroideenentwickelung benutzen wir die an Asterina gibbosa angestellten Beobachtungen, bei welcher Form freilich keine typische Bipinnarialarve zur Ausbildung gelangt. Im Laufe der Darstellung wird aber auch auf Beobachtungen verwiesen werden, die an anderen Seesternen angestellt wurden.

An der ovoiden Gastrula von Asterina liegt der Blastoporus nicht ganz am hinteren Pole, sondern etwas auf eine Seite verschoben, welche sich bei der Weiterentwickelung als die Ventralseite zu erkennen giebt. Der Urdarm lässt zwei Abschnitte unterscheiden, einen kurzen cylindrischen Anfangstheil (hinterer Abschnitt) und einen blasenförmigen, blindgeschlossenen Endtheil (vorderer Abschnitt). So zeigt sich die Gastrula am zweiten Tage der Entwickelung.

Dritter Tag. Anlage der Hydro-Enterocölblase. Der vordere blasenförmige Abschnitt des Urdarms, welcher die Anlage des Hydro-Enterocöls darstellt, buchtet sich jederseits nach hinten aus, und seine Wand verdünnt sich (Fig. 805). Die beiden Ausbuchtungen strecken sich nach hinten, zu Seiten des hinteren Theiles des Urdarmes, in die Länge und werden zu den beiden Hydro-Enterocölblasen, die sich in dem Maasse weiter nach hinten verlängern, als der hintere Theil des Urdarmes, der Larvendarm, nach vorn auswächst (Fig. 806).

Vierter Tag. Das gesammte Hydro-Enterocöl schnürt sich vom Larvendarm ab und besteht nunmehr aus einer den vor-

deren Theil des Larvenkörpers einnehmenden grossen Blase, die sich nach hinten in die beiden gestreckten Hydro-Enterocölblasen fortsetzt, von denen die linke länger ist als die rechte (Fig. 807).

Eine Einstülpung des Ectoderms, etwas vor der Mitte der Bauchseite, stellt die Anlage des larvalen Mundes und Schlundes dar, sie bricht gegen Ende des vierten Tages in den Larvendarm durch.

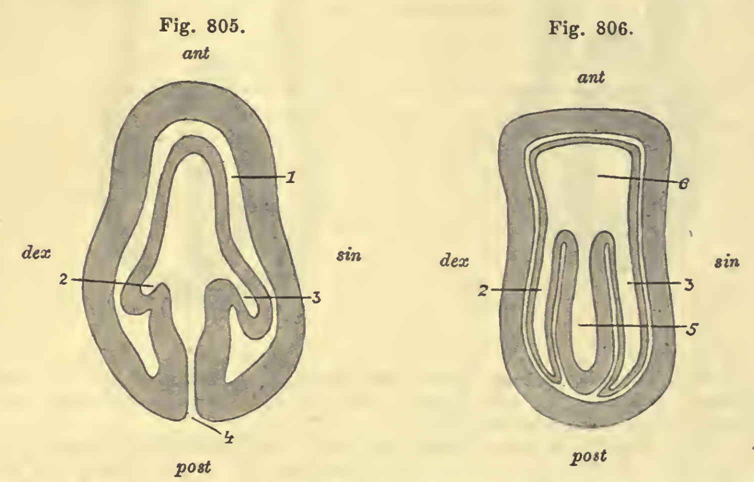


Fig. 805. **Asterina gibbosa, Gastrula vom vierten Tage;** annähernd horizontaler Längsschnitt von der Ventralseite, nach LUDWIG. *ant* Vorn, *post* hinten, *dex* rechts, *sin* links, 1 Furchungshöhle, 2 rechte Cölomausstülpung des Urdarms, 3 linke Hydro-Enterocöl-ausstülpung, 4 Blastoporus.

Fig. 806. **Asterina gibbosa, Larve vom Ende des vierten Tages,** horizontaler Längsschnitt von der Ventralseite, nach LUDWIG. Die Enterocölaussackungen haben sich in die Länge gestreckt. 2 Rechte Enterocölaussackung, 3 linke oder Hydro-Enterocölaussackung, 5 Darm, 6 vorderes unpaares Cölom. Die Cölome noch in offener Communication mit dem Darm.

Vorn tritt am Körper eine wulstförmige Verdickung auf, welche eine Vertiefung rings umgiebt. Dieser Ringwulst, die Anlage des Larvenorganes, ist schief von vorn und oben nach hinten und unten gerichtet (Fig. 809—811).

Am Ende des vierten Tages verlässt der Embryo die Eihülle und schwimmt vermittelst des seine ganze Oberfläche überziehenden Wimperkleides frei umher.

Fünfter Tag. Die beiden Hydro-Enterocölblasen umwachsen den Larvendarm nach oben und unten. Indem sie unten zusammenstossen und zwar etwas links von der Mediane, bilden sie ein ventrales Mesenterium, welches aber rasch schwindet, indem sich hier die beiden Blasen in einander öffnen. Ueber dem Darme entsteht in ähnlicher Weise ein rechts von der Mediane gelegenes dorsales Mesenterium, welches fortbesteht.

Die linke Hydro-Enterocöltasche buchtet sich etwas hinter ihrer Mitte seitlich aus. Diese Ausbuchtung stellt die Anlage des Hydrocöls dar (Fig. 808).

Es besteht somit das Hydro-Enterocöl auf diesem Stadium aus folgenden mit einander in weit offener Communication stehenden Abschnitten.

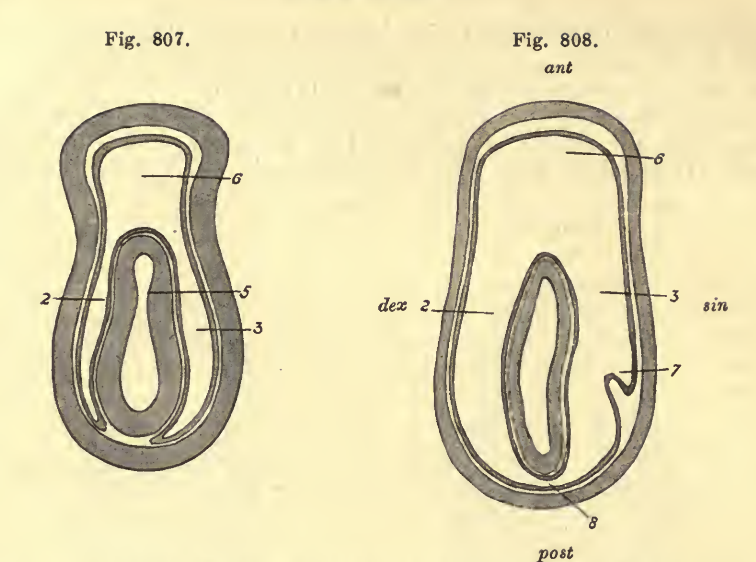


Fig. 807. **Asterina gibbosa, Larve vom Anfang des fünften Tages,** horizontaler Längsschnitt, nach LUDWIG. Das Enterocöl hat sich vom Darme abgeschnürt. Bezeichnungen wie in der vorhergehenden Figur.

Fig. 808. **Asterina gibbosa, Larve vom fünften Tage,** horizontaler Längsschnitt von der Ventralseite. Erste Anlage der Hydrocölaussackung (7) an der linken oder Hydro-Enterocöltasche (3). Die beiden Enterocöltaschen haben sich hinten bei 8 in einander geöffnet.

1) Vorderes unpaares Enterocöl (6), im Larvenorgan gelegen.

2) Rechte Enterocöltasche (2), nach vorn in weit offener Communication mit Nr. 1 und ventralwärts in weit offener Communication mit

3) der linken Enterocölblase (3). Diese selbst zeigt links eine Ausbuchtung (7), nämlich

4) die Hydrocölblase.

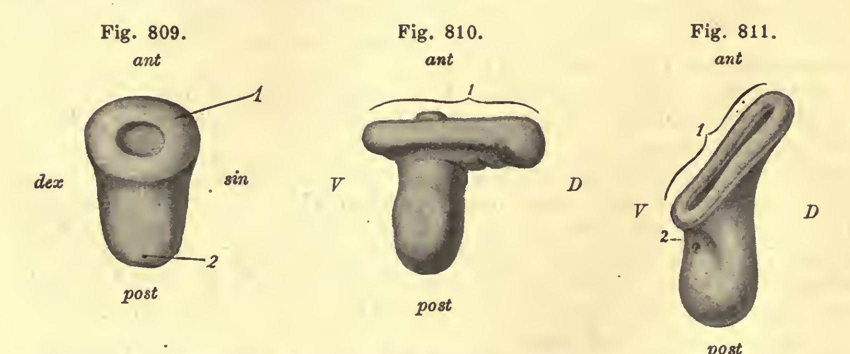


Fig. 809. **Vier Tage alte, eben ausgeschlüpfte Larve von Asterina gibbosa,** von der Ventralseite, nach LUDWIG. 1 Larvenorgan, 2 Blastoporus. *ant* Vorn, *dex* rechts, *sin* links, *post* hinten. Ebenso in den folgenden Figuren.

Fig. 810. **Asterina gibbosa, sechs Tage alte Larve,** von der linken Seite, nach LUDWIG. *V* Bauchseite, *D* Dorsalseite, 1 Larvenorgan.

Fig. 811. Dieselbe Ansicht von links und von der Ventralseite. 1 Larvenorgan mit seinem dorsalen und ventralen Lappen, 2 Larvenmund.

Gleichzeitig mit der Bildung der Hydrocölanlage tritt die Anlage des Wasserporus auf, dorsalwärts, etwas links von der Mediane, als eine Einstülpung des Ectoderms, welche dem linken Enterocöl entgegenwächst und in dasselbe durchbricht.

Sechster und siebenter Tag. Die äussere Gestalt der Larve hat sich am 5. Tage nicht unbeträchtlich modificirt. Das Larvenorgan hat sich vergrössert, und sein schiefgestellter Ringwulst ragt beträchtlich über die Oberfläche des Larvenkörpers hervor.

Die Hydrocölanlage hat sich weiter nach hinten ausgebuchtet, steht aber vorn noch in weit offener Verbindung mit dem linken Enterocöl. Es treten nun an ihrem hinteren Rande 5 Ausbuchtungen auf (Nr. 1—5): die Anlagen der 5 Radiärgefässe (Fig. 816). Der Wasserporus (Rückenporus, Madreporit) führt immer noch in das linke Enterocöl. „In der Richtung auf den in das Enterocöl einmündenden Rückenporus bildet sich an der dem Körperinneren zugekehrten Wand des Hydrocöls eine Rinne aus, welche sich sehr bald zu einem Kanal schliesst", welcher am einen Ende mit dem Hydrocöl in offener Verbindung bleibt, am anderen ganz nahe der Stelle in das linke Enterocöl mündet, wo auch der Rückenporus in dasselbe führt. Dieser Kanal ist der Steinkanal des zukünftigen Seesternes. Der Rückenporus führt also bei der Larve nicht direct in den Steinkanal, sondern durch Vermittelung des linken Enterocöls (Fig. 817). Erst später setzt sich der Rückenporus mit dem Steinkanal in directe Verbindung.

Fig. 812.



Fig. 813.

ant

sin 1 2 3 4 5 6 7 8 dex

post

Fig. 812. Asterina gibbosa, Larve vom Anfang des achten Tages, von der linken Seite, das Larvenorgan ist mächtig entwickelt. Nach LUDWIG.

Fig. 813. Circa vier Tage alte Larve von Asterias vulgaris, von der Rückseite, nach FIELD. *ant* Vorn, *post* hinten, *sin* links, *dex* rechts. 1 Circumorales Wimperband, 2 Mund, 3 Hydro-Enterocöl, rechts und links, mit dem Hydroporus 4, 5 Oesophagus, 6 mesenchymatöse Muskelfasern, 7 Magendarm, 8 Anus. Mund und After auf der vom Beschauer weggekehrten Bauchseite.

Bildung des Entero-Hydrocöls bei anderen Asteroideen. Auch bei der Larve von Asterias vulgaris legt sich das Entero-Hydrocöl an in Form von zwei seitlichen Divertikeln des blinden, etwas angeschwollenen und mit verdünnter Wand ausgestatteten Endes des Urdarmes. Die beiden Divertikel schnüren sich bald vom Urdarm ab und werden zu gesonderten Bläschen. Ein jedes schickt gegen den Rücken eine Ausbuchtung, welcher eine Wucherung

des Ectoderms entgegenkommt. Beide treffen einander, verschmelzen, werden hohl und stellen den Steinkanal mit dem Wasserporus dar. Bei der jungen Bipinnarialarve von Asterias vulgaris ist die bilaterale Symmetrie somit so stark ausgeprägt, dass sowohl rechts als links ein Steinkanal zur Ausbildung kommt (Fig. 813). Der rechte Porus verschwindet aber rasch, etwas später auch der rechte Steinkanal.

Die beiden seitlichen Mesodermbläschen strecken sich in die Länge und verschmelzen vor und über dem Munde miteinander, sie umwachsen ferner den Darm. An der linken Blase (Hydro-Enterocölblase) tritt eine quere Einschürung auf, welche sie schliesslich in zwei Blasen theilt, eine vordere, welche an ihrem hinteren Ende durch den Steinkanal und Wasserporus nach aussen mündet, und eine hintere (Fig. 814).

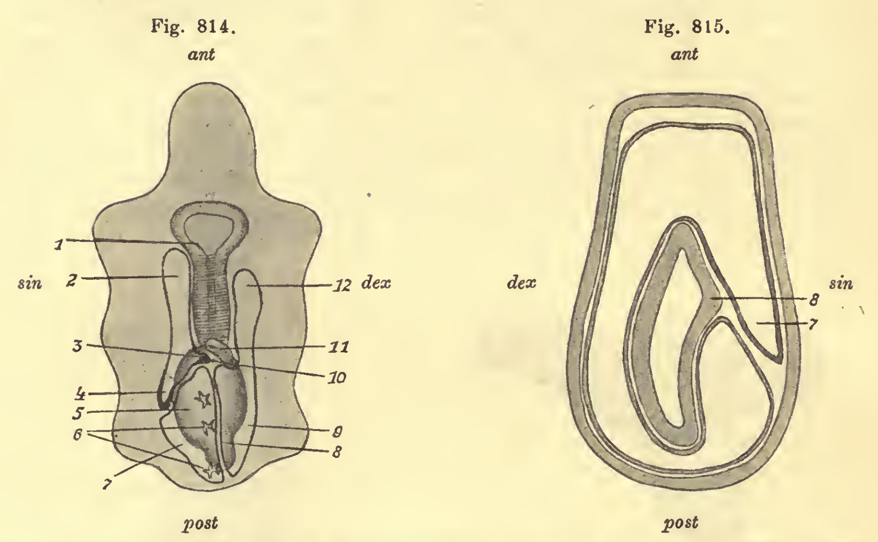


Fig. 814. Dorsalansicht einer Bipinnarialarve zur Demonstration der Hydro-Enterocölverhältnisse, nach BURY. 1 Larvenschlund, 2 linkes vorderes Enterocöl, 3 Hydroporus, 4 Anlage des Hydrocöls, 5 Magendarm, 6 Terminalia, 7 linke hintere Enterocölblase, 8 dorsales Mesenterium, 9 rechte hintere Enterocölblase, 10 Madreporit, 11 Blutblase, pulsirende Blase, 12 rechtes vorderes Enterocöl.

Fig. 815. **Asterina gibbosa, Larve vom sechsten Tage**, horizontaler Längsschnitt von der Ventralseite, nach LUDWIG. Das Hydrocöl 7 hat sich hinten vom linken Enterocöl abgeschnürt. Eine Ausbuchtung des Darmes (8) ist die erste Andeutung des späteren Seesternschlundes.

Weiterentwickelung des Hydrocöls von Asterina gibbosa. Nach dem 7. Tage werden die fünf Ausbuchtungen des Hydrocöls (Fig. 818—821) dreilappig, dann fünflappig. Der unpaare Endlappen jeder Ausbuchtung ist die Anlage des terminalen Fühlers, die paarigen Lappen sind die Anlagen der beiden ersten Füsschenpaare. Jedes neue Füsschenpaar tritt immer zwischen dem terminalen Fühler und dem nächst vorher gebildeten Füsschenpaar auf.

Die 5 Ausbuchtungen des Hydrocöls machen sich auch äusserlich an der Larve bemerkbar, indem sie die Körperwand hervorwölben. So sieht man an den 7 Tage alten Larven an der linken Seite 5 in

einem nach oben und hinten gerichteten convexen Bogen angeordnete flache Hügel, die am 8. Tage sich stärker vorwölben (Fig. 818) und dann bald dreitheilig und nachher fünftheilig (Fig. 819—821) werden. Es sind die ersten Anzeichen des jungen Seesterns, die ambulacralen Armanlagen desselben.

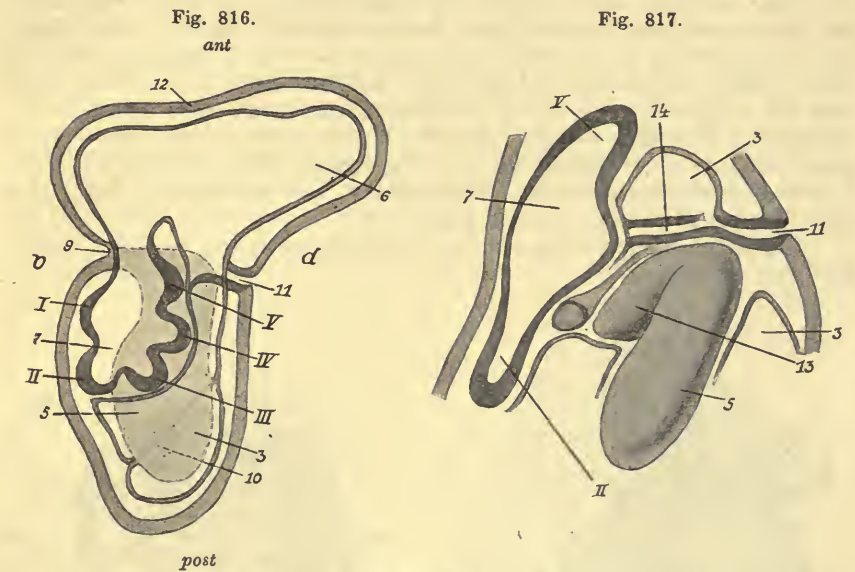


Fig. 816. Asterina gibbosa, Larve vom sechsten Tage, von der linken Seite gesehen, nach Ludwig. *I—V* Die 5 primären Ausstülpungen des Hydrocöls 7, 3 das linke Enterocöl, durch den Hydroporus oder Rückenporus 11 auf der Dorsalseite nach aussen mündend, 5 Darm, 6 vorderes Enterocöl, Enterocöl des Larvenorgans, 9 Larvenmund, 10 Mesenterium, 11 Rückenporus, 12 Ectoderm des Larvenorgans.

Fig. 817. Asterina gibbosa, Larve vom achten Tage, vom Rücken und etwas von der linken Seite, optischer Längsschnitt nach Ludwig. *II*, *V* Zweite und fünfte primäre Hydrocölausstülpung, 3 linkes Enterocöl, 5 Darm, 7 Hydrocöl, 11 Rückenporus, 13 Seesternschlund, 14 Anlage des Steinkanals.

Die Anlage des definitiven Munddarmes tritt in Form einer linksseitigen Ausstülpung des Larvendarmes auf, welche dem Hydrocöl zugekehrt ist. Sie geht von dem Bezirke aus, welcher dem Vordertheile des Gastruladarmes entspricht und hat mit dem larvalen Munddarme nichts zu thun. Dieser letztere bildet sich am 8. oder 9. Tage zurück, auch der Larvenafter verschwindet.

Das Larvenorgan kommt am 8. und 9. Tage zur stärksten Entwickelung, später wird es immer kleiner und schliesslich ganz resorbirt, ohne dass irgend ein Organ des jungen Seesternes aus ihm hervorginge. Seine Wand besteht aus

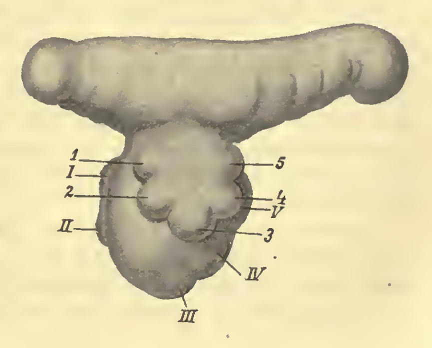


Fig. 818. Asterina gibbosa, Larve vom Ende des achten Tages, von der linken Seite, nach Ludwig. 1—5 Die ambulacralen Armanlagen über den primären Hydrocölausbuchtungen, *I—V* die antiambulacralen Armanlagen.

3 Schichten: 1) dem äusseren wimpernden Larvenepithel, 2) dem inneren Epithel des den ganzen Hohlraum des Larvenorganes erfüllenden unpaaren Enterocölabschnittes und 3) zwischen beiden einer Schicht von zu Muskelfasern differenzirten Mesenchymzellen. Die Larve benutzt das Organ zur Locomotion und zur vorübergehenden Festheftung.

Kurz nachdem an der Larve die ambulacralen (oralen) Armanlagen auf der linken Seite in Form der oben erwähnten 5 Buckel oder Hügel (1—5) aufgetreten sind, bilden sich an der Larve 5 Mesenchymverdickungen, welche das Ectoderm ebenfalls hervorwölben und die antiambulacralen (apicalen, dorsalen) Armanlagen (I—V) darstellen. Von diesen finden sich 3 auf der rechten und ventralen, 2 etwas links von der Mittellinie auf der dorsalen Seite der Larve. Alle 5 stehen in einem nach vorn offenen Bogen, welcher zu dem Bogen der ambulacralen Armanlagen schief gestellt ist.

Die beiden Bogen rücken sodann einander entgegen, bis ihre Ebenen fast parallel liegen.

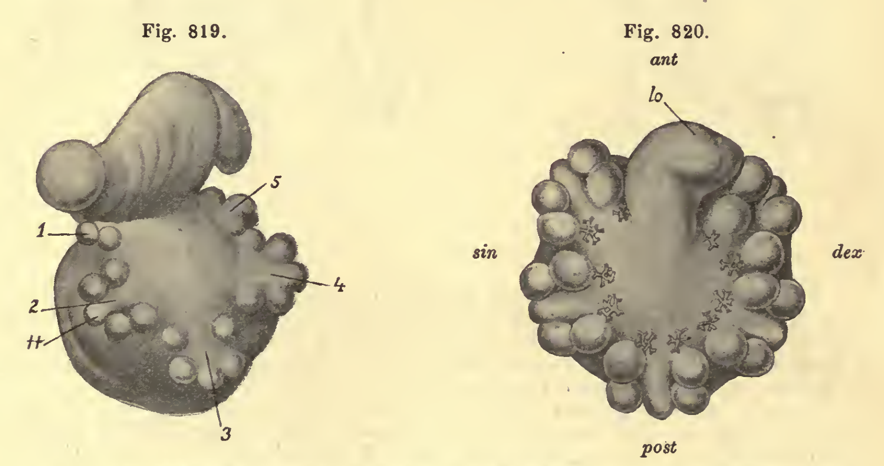


Fig. 819. Asterina gibbosa, Larve vom zehnten Tage, von links und etwas von der Ventralseite, nach LUDWIG. Die ambulacralen Armanlagen 1—5 sind fünflappig geworden. †† Endlappen, Endtentakel.

Fig. 820. Asterina gibbosa, junger Seestern mit stark reducirtem Larvenorgan (*lo*), **vom Ende des zehnten Tages,** von der linken Larvenseite, nach LUDWIG. Die ersten Anlagen des ambulacralen Skeletes sind aufgetreten (5 Ambulacralplattenpaare). Der Seesternmund ist noch nicht gebildet.

Auftreten von Skeletstücken. Schon zur Zeit, wo die Hydrocölbuchten dreilappig zu werden beginnen, tritt an jeder Bucht jederseits an der proximalen Seite des Seitenlappens (der Anlage des ersten Füsschens) im Mesenchym ein Kalkkörperchen auf. Die 5 Paar Kalkkörperchen sind die Anlagen von 5 Paar Ambulacralstücken. Wenn distalwärts vom ersten Paar Seitenlappen ein zweites Paar an jeder Hydrocölbucht auftritt, bildet sich zwischen ihm und dem ersten ein zweites Paar Kalkkörperchen, die Anlagen eines zweiten Paares von Ambulacralstücken u. s. w.

Schon am 7. Tage ferner treten die Anlagen von apicalen Skeletstücken, der Zahl nach 11, auf. Alle 11 sind oberflächlich unter dem Ectoderm der apicalen Seesternanlage gelagert. 5 treten im Mesenchym der 5 apicalen Armanlagen auf und werden zu den Termi-

nalia der Seesternarme, indem sie immer an der Spitze der auswachsenden Arme verbleiben (Fig. 822 t_1—t_5). 5 weitere Skeletstücke treten innerhalb des nach vorn offenen Bogens der 5 Terminalia und mit diesen alternirend auf, es sind die primären Interradialia (Basalia) des Scheibenrückens des Seesternes (ba_1—ba_5). Eines derselben (ba_5) liegt immer rechts neben dem Rückenporus und wird, indem es denselben später umwächst, zur Madreporenplatte. Das 11. Stück liegt im Centrum der beiden eben erwähnten Bogen und stellt die Anlage des Centrale dar (*ce*).

Die Basalia und das Centrale treten auf der rechten Seite der Larve über dem rechten Enterocöl auf. Was die Terminalia anbetrifft, so sind ihre Beziehungen zum Enterocöl noch nicht sicher ermittelt. Bei Bipinnaria wurde festgestellt, dass sie schon vor der Anlage der 5 Hydrocölbuchten auftreten und zwar über dem linken Enterocöl.

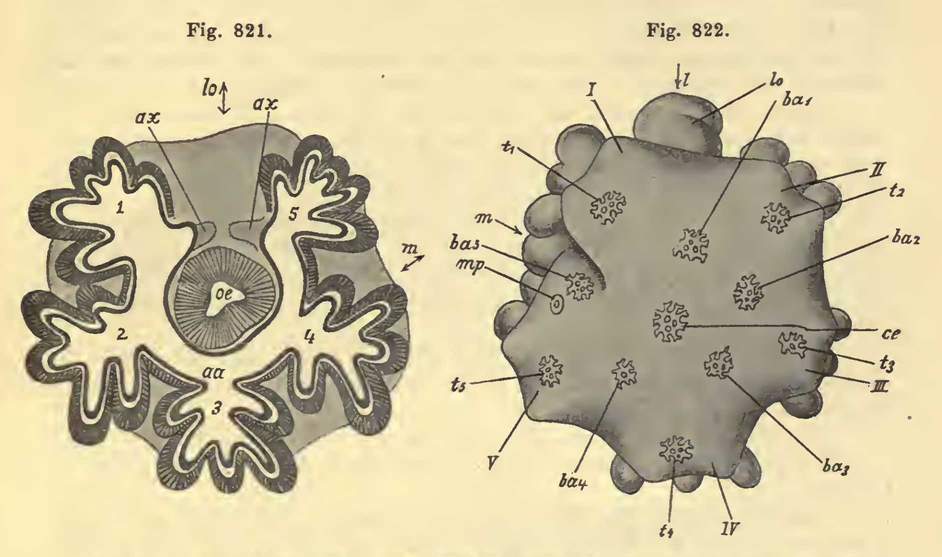


Fig. 821. **Asterina gibbosa, junger Seestern vom elften Tage,** Horizontalschnitt dicht unter der Oralfläche, nach Ludwig. 1—5 Die fünf fünflappigen Ausstülpungen des noch ungeschlossenen Hydrocölringes *aa*, *ax* die beiden Ausbuchtungen an den beiden Enden des Hydrocölhufeisens, die, einander entgegenwachsend und sich in einander öffnend, den Hydrocölring schliessen, *lo* Interradius des Larvenorgans, *m* Interradius des Madreporiten.

Fig. 822. **Asterina gibbosa, junger Seestern vom zehnten Tage,** vom Rücken, nach Ludwig. *I*—*V* Die antiambulacralen Armanlagen, *l* der Interradius des Larvenorganes *lo*, *m* der Interradius des Madreporiten *mp*, ba_1—ba_5 die 5 Basalia, t_1—t_5 die 5 Terminalia, *ce* Centrale.

Metamorphose der Larve in den jungen Seestern. Sie ist eine durchaus continuirliche. In den jungen Seestern werden nur zwei Theile der Larve nicht hinübergenommen, nämlich das Larvenorgan und der Larvenschlund. Diese Theile werden ganz allmählich resorbirt. Der Seesternafter entwickelt sich zwar nicht aus dem Larvenanus, aber an dessen Stelle.

Den letzten Rest des Larvenorganes treffen wir beim jungen Seestern an der Bauchseite, excentrisch, in demjenigen Interradius, in wel-

chem das Hydrocöl sich zum Wassergefässringe schliesst; es ist bei apicaler Betrachtung des Körpers der rechts auf den Madreporiteninterradius folgende.

Mund und Oesophagus des jungen Seesternes entstehen so, dass die oben erwähnte linksseitige Ausbuchtung des Larvendarmes die Körperwand erreicht und schliesslich nach aussen durchbricht (13. oder 14. Tag). Der Schlund wird sodann vom bogenförmigen Hydrocöl umwachsen, das sich um ihn herum zum Wassergefässring schliesst. Erst kurz vor dieser Umwachsung hatte sich das Hydrocöl vollständig vom Enterocöl abgeschnürt und der Rückenporus mit dem Steinkanal in directe Verbindung gesetzt.

Der Darm erweitert sich sackförmig, und es treten an ihm 5 radiär gestellte Ausbuchtungen auf, die gegen die Armanlagen gerichtet sind. An der Stelle, wo früher der Larvenanus lag, in dem Interradius zwischen der apicalen Armanlage 1 und 2 bricht der definitive After durch.

Die beiden Bogen der 5 apicalen und oralen Armanlagen nähern sich immer mehr, indem die sie trennende (mit Bezug auf den Seestern äquatoriale) Zone der Körperwand immer schmäler wird. Schliesslich berühren sich die Ränder der apicalen und der oralen Anlagen zur Constitution des jungen Seesternes. Dabei vereinigen sich die Armanlagen in folgender eigenthümlichen Weise: 1 mit II, 2 mit III, 3 mit IV, 4 mit V, 5 mit I.

Inzwischen sind an den zu den radiären Wassergefässstämmen auswachsenden Hydrocölbuchten neue Paare von sich nach aussen vorwölbenden Seitenlappen (Füsschenanlagen) aufgetreten, immer distalwärts von den schon gebildeten und proximalwärts vom medianen Endlappen (vom Terminaltentakel).

Das Nervensystem legt sich als ein epithelialer Ringwulst im zukünftigen Mundfelde schon an, bevor in dessen Mitte der Mund durchgebrochen ist.

Was das Skelet anbetrifft, so treten auf der Apicalseite ausserhalb der Basalia 15 neue Platten auf, 5 radial und 5 Paar interradial gelagerte.

Oralwärts bildet sich in jedem Interradius (am 13. Tage) eine Platte je zwischen zwei benachbarten ersten Paaren von Ambulacralstücken. Diese 5 Platten sind die Anlagen der Oralia (Odontophoren).

Zu Seiten der Ambulacralplatten treten die Adambulacralplatten auf. Das Auftreten weiterer Paare von Ambulacral- und Adambulacralplatten geschieht in der Reihenfolge der Füsschenpaare, immer proximalwärts vom Terminale des betreffenden Armes und distalwärts von den vorher gebildeten.

Die 5 ersten und die 5 zweiten Ambulacralplattenpaare vereinigen sich mit den 5 ersten Adambulacralplattenpaaren zur Bildung des Mundskeletes.

Am Darme wachsen die 5 radiären Ausbuchtungen rasch in die Arme hinein aus, indem sie sich gabeln und so die 10 Armdivertikel des Magensackes aus sich hervorgehen lassen. 5 Paar interradial gelagerte kleine Aussackungen am Wassergefässring stellen die Anlagen der TIEDEMANN'schen Körperchen dar. Die Füsschen haben alle anfänglich keine Saugscheibe. An die Bildung des Nervenringes schliesst sich die Bildung der radiären Nervenleisten an, die ja, wie ersterer, noch beim erwachsenen Seestern epithelial gelagert sind.

Das continuirliche Larvenwimperkleid war zu keiner Zeit unterbrochen, es geht direct in das Wimperkleid des Seesternes über.

Auf eine Mittheilung der vorliegenden Angaben über die Anlage und Weiterentwickelung eines Blutgefässsystems wollen wir verzichten, um so mehr als in der Anatomie der erwachsenen Seesterne nichts problematischer ist, als dieses System.

Wo es bei den Seesternen zur Entwickelung einer typischen Bipinnarialarve kommt, scheint die Bildung des jungen Seesternes bei der Metamorphose in wesentlich derselben Weise wie bei Asterina vor sich zu gehen. Die Anlage des jungen Seesternes zeigt sich im hinteren, den angeschwollenen Mitteldarm enthaltenden Theil der Larve. Sie ist genau wie bei Asterina anfänglich doppelt, d. h. sie besteht aus einer oralen, im engen Anschluss an das Hydrocöl entstehenden, und einer apicalen Anlage, die sich im Umkreis des Magendarmes vereinigen. Wie bei Asterina das Larvenorgan, so wird bei der Bipinnaria der grössere vordere Theil des Larvenkörpers mitsammt den Wimperschnüren bei der Metamorphose allmählich resorbirt.

E. Ontogenie der Ophiuroidea.

Die Entwickelung der Ophiuroidea scheint nach den vorliegenden Beobachtungen, trotz der recht verschiedenen Gestalt der Larve, nicht so stark von der der Seesterne abzuweichen, dass sie hier ausführlich besprochen werden müsste. Wir beschränken uns auf einzelne Punkte.

Entwickelung des Hydro-Enterocöls. Die erste Anlage des Hydro-Enterocöls ist nicht mit wünschenswerther Sicherheit beobachtet worden. Bei der ganz jungen Pluteuslarve liegt jederseits am Oesophagus ein Enterocölbläschen. Etwas später besitzt die Larve ausser diesem Bläschenpaar noch ein Enterocölbläschenpaar zu Seiten des Magendarmes, welches sich, wie es scheint, von dem ersteren abgeschnürt hat. Das linke vordere Bläschen setzt sich auf diesem Stadium durch den Rückenporus (Wasserporus) mit der Aussenwelt in Verbindung. Auf der linken

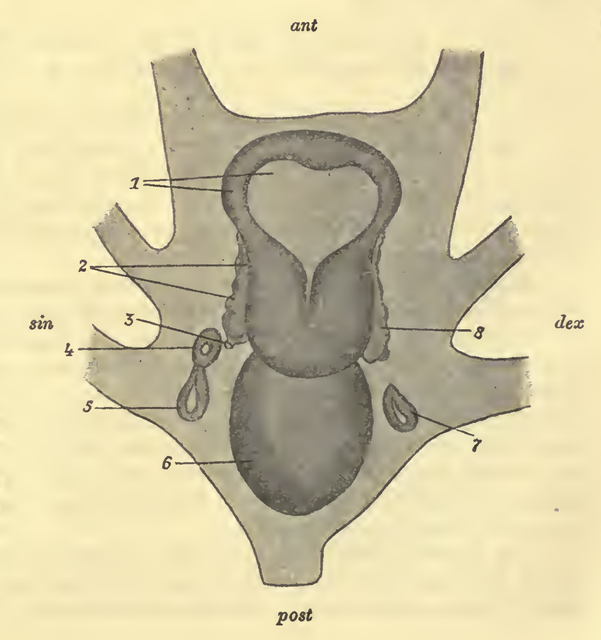


Fig. 823. **Dorsalansicht eines jungen Ophiuroideen-Pluteus zur Demonstration der Hydro-Enterocölverhältnisse**, nach Bury. 1 Larvenschlund, 2 linkes vorderes Enterocöl, 3 Hydroporus, 4 Hydrocöl, 5 linke hintere Enterocölblase, 6 Magendarm, 7 rechte hintere Enterocölblase, 8 rechte vordere Enterocölblase.

Seite tritt nun zwischen dem vorderen und hinteren Enterocölbläschen, allem Anscheine nach durch Abschnürung von dem letzteren, ein neues, drittes Bläschen auf, das Hydrocölbläschen (Fig. 823). Dieses sondert sich sofort vollständig und streckt sich unter dem linken vorderen Enterocölbläschen nach vorn in die Länge. An seinem äusseren, linksseitigen Rande stülpt es sich sodann zu fünf Ausbuchtungen aus, den Anlagen der radiären Theile des Wassergefässsystems. Zwischen der vierten und fünften Ausbuchtung (von vorn an gerechnet) wächst ferner aus dem Hydrocölbläschen ein dorsalwärts gerichtetes Divertikel hervor, welches nach ganz kurzem Verlauf auf das linke vordere Enterocölbläschen stösst und sich in dasselbe dicht unter der Stelle öffnet, wo der Wasserporus in dasselbe mündet. Dieses Divertikel ist die Anlage des Steinkanals. Seine Verbindung mit dem Rückenporus (Madreporiten) ist also eine secundäre und wird hergestellt durch das linke vordere Enterocöl, welches wohl zur Ampulle wird.

Das gestreckte Hydrocölbläschen, mit seinen fünf Ausbuchtungen, umgreift dann halfterförmig den Larvenschlund, den es umwächst und der, wie es scheint, zum definitiven Schlund wird, während der definitive After eine Neubildung sein soll.

Erstes Auftreten von Skelettheilen. Bald nach der Bildung des Steinkanales treten 10 Skeletstücke an der Pluteuslarve auf, 5 auf der linken und 5 auf der rechten Seite, über der linken, resp. rechten hinteren Cölomblase. Die 5 der rechten Seite sind die Radialia des Apicalsystems, die 5 der linken Seite die Terminalia. In der Mitte der rechten Seite tritt sodann die Anlage der Centralplatte auf, und auf der linken Seite, dicht vor dem Wasserporus, zeigt sich ebenfalls eine Platte, das erste der 5 Oralia, dasjenige, welches zur Madreporenplatte wird. Es gehört also der Madreporit auch ontogenetisch dem oralen Plattensystem an. Die übrigen Skelettheile bilden sich erst nach der Metamorphose.

F. Ontogenie der Crinoidea.

Nur die Ontogenie von Antedon ist untersucht.

I. Embryonalentwickelung.

Auch hier bildet sich durch Invagination einer Cöloblastula eine Cölogastrula. Der quergestellte, schlitzförmige Blastoporus bezeichnet das Hinterende der zukünftigen bilateral-symmetrischen Larve. Die Furchungshöhle ist von einer eiweisshaltigen, gallertigflüssigen Masse erfüllt (Gallertkern).

Nach erfolgtem Beginn des Invaginationsprocesses beginnt auch die Mesenchymbildung. Sie geht vom blinden Ende des Urdarmes aus, der hier zweischichtig wird. Die Zellen der Lage, welche der Furchungshöhle zugekehrt ist, wandern in diese, d. h. in den sie erfüllenden Gallertkern, hinein, und werden zu Mesenchymzellen (Fig. 824). Die Mesenchymbildung schreitet während des ganzen Invaginationsprocesses lebhaft fort und zwar am ganzen Urdarm, doch am intensivsten an seinem Grunde. An diesem Entodermtheil beobachtet man noch lange Mesenchymbildung, nachdem sich sonst am Urdarm schon wichtige Sonderungs- und Differenzirungsprocesse vollzogen haben.

Die Mesenchymbildung geschieht in intensiverer Weise, als bei irgend einem anderen daraufhin untersuchten Echinodermen, so dass die ansehnliche Furchungshöhle bald mit Mesenchymzellen vollgepfropft erscheint.

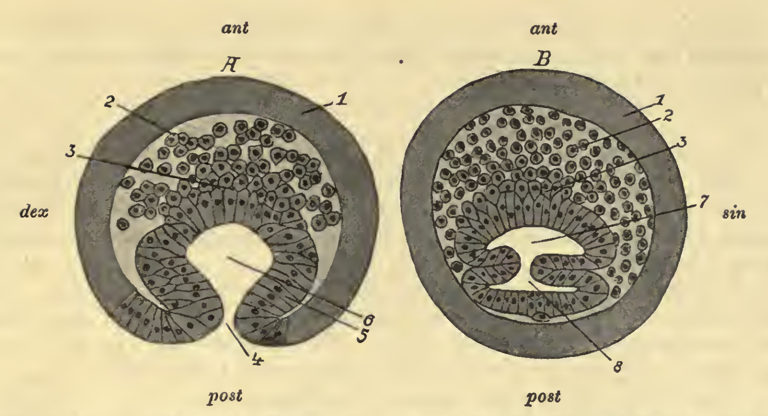


Fig. 824. *A* **Horizontaler Längsschnitt durch einen 26-stündigen Embryo (Gastrula) von Antedon;** *B* **idem durch einen 48-stündigen Embryo,** dessen abgeschnürter Urdarm sich in zwei Abschnitte theilt. Nach SEELIGER. *ant* Vorn, *post* hinten, *dex* rechts, *sin* links. 1 Ectoderm, 2 Mesenchymzellen, 3 Bildungsstelle der Mesenchymzellen im Grunde des Urdarms, 4 Blastoporus, 5 Entoderm, 6 Urdarmhöhle, 7 Mesentero-Hydrocölblase, 8 Enterocölblase.

Das Ectoderm bekleidet sich mit einem Wimperkleid.

Der Blastoporus verschliesst sich im Laufe des zweiten Entwickelungstages vollständig. Der Urdarm liegt dann als ein geschlossenes Bläschen im hinteren Bezirke der Furchungshöhle.

Bald spielt sich ein wichtiger Vorgang ab. Das Urdarmbläschen (Archenteron) wird durch eine quere Ringfurche eingeschnürt (Fig. 824B). Die Einschnürung führt zu einer vollständigen Theilung des Urdarmes in ein vorderes und hinteres Bläschen. Das vordere ist etwas grösser; an seiner Wand setzt sich der Mesenchymbildungsprocess lebhaft fort.

Aus dem vorderen Bläschen geht der Darm und das Hydrocöl, aus dem hinteren das Cölom mit dem gekammerten Sinus etc. hervor. (Hierin zeigt sich ein auffallender Gegensatz zu den übrigen Echinodermen, wo immer der vordere, blinde Theil des Urdarmes das Cölom liefert.)

Das vordere Bläschen ist einer Seite des Ectoderms genähert, der Bauchseite.

Das hintere Bläschen wird zu einer quergestellten Röhre, das vordere Bläschen hingegen zieht sich sowohl dorsalwärts als auch

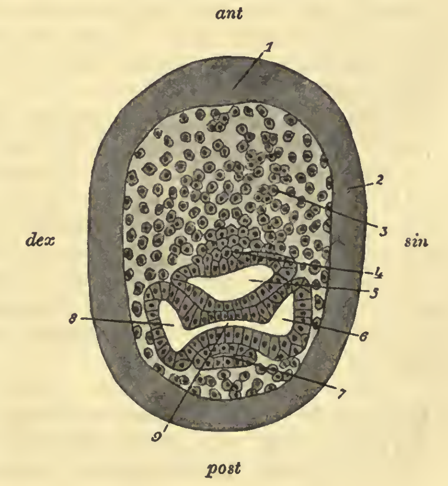


Fig. 825. **Horizontaler Längsschnitt durch einen $57^1/_2$-stündigen Embryo von Antedon,** nach SEELIGER. 1 Stelle, wo sich die Scheitelplatte differenzirt, 2 Ectoderm, 3 Mesenchym, 4 Mesenchymbildungsherd, 5 Darmanlage, 6 Anlage des linken Cöloms, 7 ventrale Ausstülpung der Mesentero-Hydrocölblase, 8 Anlage des rechten Cöloms, 9 querer Verbindungsgang zwischen den beiden Cölomanlagen.

ventralwärts zu einem Horne aus. Die beiden Hörner umfassen von vorne her das hintere Bläschen. Die Larve ist jetzt deutlich bilateral-symmetrisch (Fig. 825).

Die nächsten Veränderungen, welche auftreten, sind folgende:

Die beiden Hörner des vorderen Bläschens wachsen einander hinter dem hinteren Bläschen entgegen, bis sie sich berühren und so einen das hintere Bläschen umfassenden, hinten aber nicht geschlossenen hohlen Ring bilden.

Das hintere Bläschen (Enterocölbläschen) wird hantelförmig, indem seine beiden Seitentheile sich aufblähen, während das quer verlaufende Verbindungsstück enger wird. Dieses Verbindungsstück ist es, welches vom vorderen Bläschen ringförmig umfasst wird (Fig. 825).

Das Ectoderm verdickt sich auf der Bauchseite.

Der Keim, bis jetzt annähernd kuglig, fängt nun an, sich von vorn nach hinten (in der Richtung der Hauptaxe) in die Länge zu strecken.

Das vordere Bläschen bildet eine ansehnliche, ventralwärts gerichtete Aussackung, die erste Anlage des Hydrocöls (Fig. 826_3). Eine kleine Ausstülpung seiner vorderen Wand stellt die Anlage eines Sinus dar, der bald als Parietalhöhle, bald als vorderes Enterocöl bezeichnet wurde (2). Das ringförmige, vordere Bläschen selbst wird zum Darm (5, 7).

Am hinteren oder Enterocölbläschen vergrössern sich die beiden seitlichen blasenförmigen Erweiterungen, während der quere Verbindungsgang immer dünner wird und schliesslich später gänzlich verschwindet. Das Enterocölbläschen theilt sich so in einen rechten und linken Enterocölsack.

Während der nächsten Periode, die ungefähr den vierten Entwickelungstag umfasst, streckt sich der Embryo noch etwas mehr in die Länge. Vorn am Scheitel, d. h. an dem der Stelle des verschwundenen Blastoporus diametral gegenüberliegenden Ende des Embryo, bildet sich ein Wimperschopf. Es bilden sich die Wimperkränze in der für die freischwimmende Larve (vergl. Fig. 783, p. 1100) charakteristischen Anordnung.

Das den Scheitelschopf tragende Ectoderm verdickt sich (Scheitelplatte), wird mehrschichtig und erscheint zugleich leicht grubenförmig eingesunken (Fig. 827, 828). Die tiefen Zellen werden zu Ganglienzellen, und es treten auch in der Tiefe, der Scheitelplatte dicht anliegend und vom Ectoderm gebildet, Nervenfibrillen auf: Anlage des larvalen Nervensystems.

Ventral von der Scheitelplatte, dicht hinter ihr in der Mediane, bildet sich eine grubenförmige Einsenkung, die Fixationsgrube, so genannt, weil später die Festheftung der freischwimmenden Larve vermittelst dieser Grube erfolgt.

Eine weitere, sich rasch vertiefende und an Umfang zunehmende Einsenkung des verdickten ventralen Ectoderms stellt die Anlage des Vestibulums dar, dessen Bedeutung nachher erörtert wird.

Die beiden Cölomsäcke haben sich unter Schwund ihres queren

Verbindungsstückes vollständig von einander losgelöst. Der rechte breitet sich besonders dorsalwärts in der Furchungshöhle nach vorn, hier über den Darm, aus; dorsalwärts überschreitet er sogar die Mediane etwas nach links. Der linke Cölomsack aber breitet sich vorwiegend nach hinten aus, umwächst hinten mützenförmig den Darm, bis er an die hintere Wand des rechten stösst. Dorsalwärts stösst er etwas links von der Mediane an den rechten Sack, und es kommt also zur Bildung eines Mesenteriums, welches dorsalwärts etwas links von der Mediane verläuft, sich auf der Hinterseite aber um so mehr nach rechts verschiebt, je mehr es sich der Bauchseite nähert. Dieses ist das Hauptmesenterium. Die beiden Cölomsäcke bleiben auf der Ventralseite immer noch weit von einander getrennt.

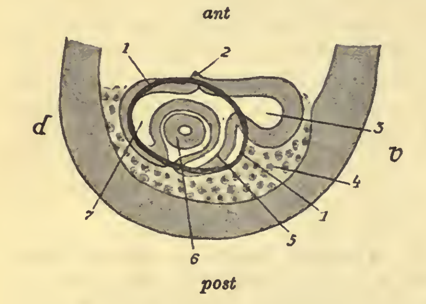


Fig. 826. Hinterende eines 60-stündigen Embryos von Antedon, von der rechten Seite gesehen, nach Seeliger. 1 Der Contour des rechten Cölomsackes, 2 Anlage des Parietalsinus, 3 Anlage des Hydrocöls, 4 Mesenchym, 5 ventraler, 7 dorsaler Fortsatz der Mesentero-Hydrocölblase, 6 Verbindungsgang zwischen rechter und linker Cölomblase.

Was die vordere Blase anbetrifft, so sondert sich an ihr die Hydrocölanlage zusammen mit der Anlage des Parietalsinus von der Darmanlage. Nach erfolgter Sonderung steht also noch kurze Zeit die Hydrocölblase mit dem Parietalsinus in offener Communication.

Die Hydrocölblase liegt dicht unter dem ventralen, verdickten Ectoderm, ziemlich weit nach links verschoben.

Die Anlage des Parietalsinus wird zu einer quer verlaufenden Röhre.

Die Darmanlage verändert ihre Gestalt. Sie war ein hinten nicht geschlossener, senkrecht stehender, hohler Ring, durch den das Verbindungsstück der beiden Cölomblasen hindurchtrat (Fig. 826). Indem dieses Verbindungsstück rückgebildet wurde, erweiterte sich der Binnenraum des Ringes von vorn nach hinten immer mehr, so dass der hohle Ring zu einer Blase wurde.

In der letzten Periode der Embryonalentwickelung, während des 5. Entwickelungstages, tritt die erste Anlage des Kalkskeletes auf. Bei einem 100-stündigen Embryo wurden die Anlagen folgender Skeletstücke nachgewiesen: 5 Oralia, 5 Basalia, 3—5 Infrabasalia und ca. 11 Stielstücke.

Die 5 Oralia liegen in oberflächlicher Lage im hinteren Theile des Embryo in einem hufeisenförmigen Bogen, welcher nach vorn und unten offen ist, während das Verbindungsstück hinten und dorsal liegt. Dabei reicht der linke Ast des Bogens weiter nach vorn als der rechte.

Im Allgemeinen (mit Ausnahme des Orale 1, welches das Ende des linken Schenkels des Hufeisens bezeichnet) liegen die 5 Oralia im Umkreise der linken Cölomtasche.

Die 5 Basalia zeigen genau dieselbe Anordnung wie die 5 Oralia, nur liegen sie etwas weiter vorn als diese. Im Allgemeinen (mit Ausnahme von Basale 1) liegen sie über der rechten Cölomblase.

Die 3—5 noch äusserst kleinen Infrabasalia liegen ihrerseits wieder vor den Basalia, aber tiefer im Inneren des Embryo.

An die Infrabasalia schliesst sich in der vorderen Hälfte des Embryo die Reihe der Stielstücke an. Die Reihe bildet einen gegen die Bauchfläche concaven Bogen, so dass das vorderste Stück, die Fussplatte, dem Boden der Vestibulareinstülpung nahe liegt.

Die neu auftretenden Skeletstücke treten am hinteren Ende der Reihe auf, vorzugsweise (doch nicht ausschliesslich) unmittelbar vor dem späteren Centrodorsale, zwischen diesem und dem zuletzt gebildeten, hintersten Stielglied.

Bis jetzt lagen die Embryonen eingeschlossen in ihre Eimembranen, auf den Pinnulae des Mutterthieres. Jetzt sind sie reif zum Ausschlüpfen. Ein Ueberblick über ihre Organisation lässt jetzt schon vermuthen, dass aus der hinteren grösseren, die inneren Anlagen allein beherbergenden, Hälfte der Kelch, aus der vorderen der Stiel der späteren festsitzenden Larve hervorgehen wird.

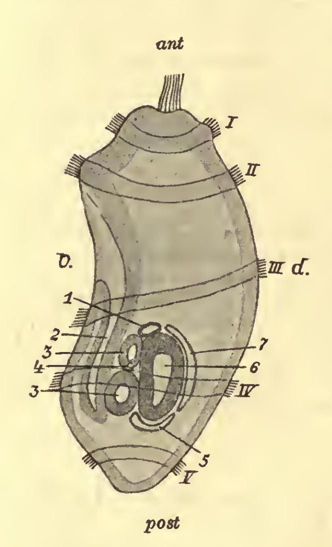


Fig. 827. 52 Stunden alte, freischwimmende Larve von Antedon, von der linken Seite, nach Seeliger. *I—V* Die 5 Wimperreifen, 1 der Parietalsinus, 2 das hinten schon geschlossene Vestibulum, 3 das Hydrocöl, 4 der Hydroporus, 5 linke Enterocölblase, 6 Darm, 7 rechtes Enterocöl.

II. Die freischwimmende Larve (Fig. 783, 827, 828, 829).

Die äussere Form der freischwimmenden Larve ist schon p. 1100 beschrieben worden.

Die Dauer des freien Lebens ist bei den verschiedenen Individuen einer Brut sehr verschieden, von wenigen Stunden bis zu mehreren Tagen.

Ectoderm. Wimperstreifen siehe oben.

In den wimperfreien Zwischenzonen sondert das ectodermale Epithel eine feine Cuticula ab, und es fangen die Epithelzellen an, zwischen sich eine homogene Zwischensubstanz abzusondern, so dass das Epithel Aehnlichkeit mit einem Bindegewebe bekommt.

Die Scheitelplatte, der Scheitelschopf und mit ihnen das larvale Nervensystem gelangen in dieser Periode zur höchsten Entfaltung, um in der nächstfolgenden Periode einer vollständigen Rückbildung zu verfallen. Die Zahl der Ganglienzellen unter der Scheitelplatte nimmt zu, und die Nervenfaserschicht breitet sich über das ganze Vorderende der Larve aus. Feine Nervenstränge verlaufen an die Wimperreifen, besonders stark aber sind zwei ventrale Nervenstränge, welche zu Seiten der Vestibulareinstülpung nach hinten verlaufen und in ihrem vorderen Theile einen Belag vereinzelter Ganglienzellen aufweisen.

Die Fixationsgrube wird grösser und tiefer und nimmt gegen das Ende der Periode unter Schwund der Bewimperung einen drüsigen Charakter an.

Die Vestibulareinstülpung erstreckt sich über den grössten

Theil der Bauchseite. Sie verschliesst sich und wird zu einer Röhre, indem ihre seitlichen Einstülpungsränder einander entgegenwachsen und in der Mediane verschmelzen. Der Process vollzieht sich von hinten nach vorn und gelangt während dieser Periode nicht völlig zum Abschluss, indem vorn noch eine kleine Oeffnung erhalten bleibt. Die Bewimperung des Vestibulums verliert sich.

Fig. 828.

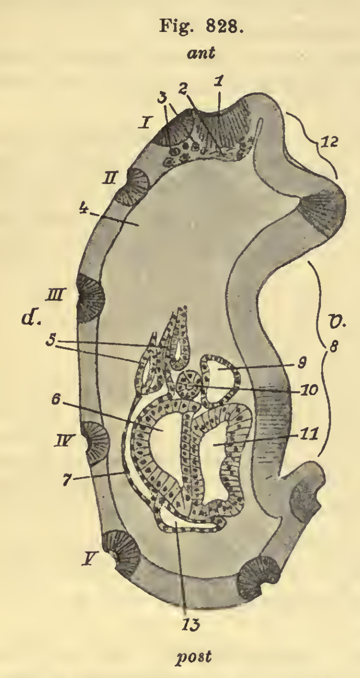


Fig. 829.

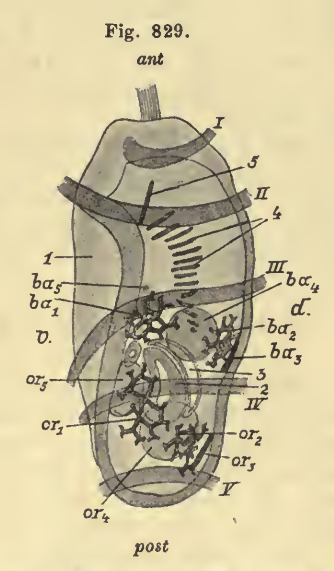


Fig. 828. **Medianer Längsschnitt durch eine 28-stündige, freischwimmende Larve von Antedon,** die im Begriffe war, sich festzuheften, nach SEELIGER. *I—V* Die Wimperreifen, 1 Scheitelplatte mit Nervenfasern 2 und Ganglienzellen 3, 4 Gallertkern, die ihn dicht bevölkernden Mesenchymzellen sind nicht dargestellt, 5 die Röhren des gekammerten Organs, 6 der Darm, 7 rechtes Cölom, 8 Vestibulum, 9 Parietalsinus, 10 rechtes Enterocöl, 11 Hydrocöl, 12 Festheftungsgrube, 13 linkes Enterocöl.

Fig. 829. **Freischwimmende Larve von Antedon, 48 Stunden nach dem Ausschwärmen,** von der linken Seite, mit hauptsächlicher Berücksichtigung der Skeletstücke. *I—V* Die Wimperreifen, ba_1—ba_5 die 5 Basalia, or_1—or_5 die 5 Oralia, die auf der rechten Seite liegenden als Scheiben dargestellt, 1 Vestibulum, 2 Darmbläschen, 3 rechtes Enterocöl, 4 Kalkglieder des Stiels, 5 Fussplatte.

Der Darm verändert seine Gestalt. Er dehnt sich etwas aus und bekommt zunächst die Gestalt eines hohlen Tellers, dessen Concavität ventralwärts, die Convexität dorsalwärts gerichtet ist. In der ventralen Concavität liegt die Hydrocölblase. Später rundet sich der Darm wieder blasenförmig ab.

Die beiden Enterocölsäcke fahren fort, sich zu verschieben und auszudehnen. Die rechte Cölomblase treibt nach vorn 5 röhrenförmige Ausstülpungen, die um die Hauptaxe gruppirt sind. Diese 5 Röhren entspringen, trichterförmig erweitert, aus dem rechten Cölom, um sich nach vorn zu verengen und schliesslich unter Verlust des Lumens strangförmig auszulaufen. Sie stellen die Anlagen des gekammerten Sinus dar.

Die Skeletstücke des Stieles sind zu dieser Zeit hufeisenförmig und umfassen mit ihren beiden Schenkeln die 5 Röhren des ge-

kammerten Sinus. Indem sie sich nachher zu Ringen schliessen, lassen sie den gekammerten Sinus durch sich hindurchtreten.

Die Hydrocölblase schnürt sich vom Parietalsinus vollständig ab. Sie wird in dorsoventraler Richtung flach und wird zugleich hufeisenförmig. Die Oeffnung des Hufeisens ist anfänglich nach hinten und links, später ganz nach links und schliesslich nach links und vorn gerichtet. An ihm treten 5 ventralwärts gerichtete Ausstülpungen auf. Aus jeder Ausstülpung gehen später 3 Tentakelgefässe hervor.

Die Anlage des primären Steinkanals tritt am blinden Ende des linken Hydrocölschenkels auf als ein dorsalwärts nach links verlaufender Fortsatz.

Der nunmehr vom Hydrocöl vollständig isolirte röhrenförmige Parietalsinus hat sich vor und über das Hydrocöl verlagert. Sein hinteres Ende wächst nach hinten aus, bis es dicht vor dem vierten Wimperstreifen ventralwärts und links an das Ectoderm anstösst, um hier schliesslich durch den Hydroporus nach aussen durchzubrechen.

III. Festsetzung der Larve und ihre Umbildung zur gestielten Form (Fig. 830—834).

Die Festsetzung geschieht vermittelst der Fixationsgrube, die ein klebriges Secret absondert, und da diese ventralwärts am Vorderkörper liegt, so hat die festsitzende Larve anfänglich eine der Unterlage parallele Stellung, und das Vestibulum liegt dicht über der Unterlage. Aber bald richtet sich der Körper auf, und die Fixationsgrube nimmt eine terminale Lage an.

Sehr bald nach der Festsetzung schwinden die Wimperreifen, schwindet der Scheitelschopf, verstreicht die Scheitelplatte, bildet sich das larvale Nervensystem vollständig zurück.

Die Ectodermzellen fahren fort, Zwischensubstanz auszuscheiden. Viele von ihnen sinken in die Tiefe. Die Folge davon ist, dass sich die Grenze zwischen Körperepithel und mesenchymatöser Cutis vollständig verwischt.

Das Vestibulum schnürt sich vollständig ab, indem der letzte Rest der Einstülpungsöffnung sich verschliesst. Zugleich verschiebt es sich vollständig auf das (jetzt frei vorragende) Hinterende der Larve, es dreht sich dabei um einen rechten Winkel, so dass der verdickte Epithel-

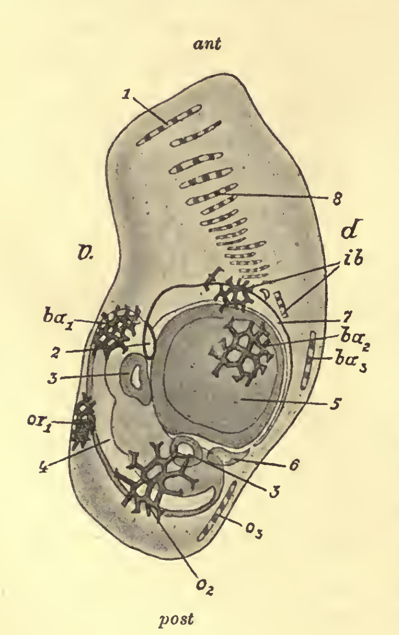


Fig. 830. Junge festsitzende Larve von Antedon, von 48 Stunden, von der linken Seite, nach SEELIGER. Das Vestibulum ist vollständig abgeschnürt, die Sonderung von Kelch und Stiel hingegen noch nicht deutlich ausgesprochen. ba_1—ba_3 Basalia, or_1—or_3 Oralia, *ib* Infrabasalia, 1 Fussplatte, 2 Parietalkanal, 3 Hydrocölausbuchtungen, 4 Vestibulum, 5 Darmblase, 6 linker Cölomsack, 7 rechter Cölomsack, 8 Kalkglieder des Stiels.

boden des Vestibulums, welcher vorher der Hauptaxe parallel war, jetzt von ihr rechtwinklig und in seinem Centrum gekreuzt wird. Der Larvenkörper wird dabei keulenförmig, der Vorderkörper zum Stiele der Keule. Das an Umfang immer mehr zunehmende Vestibulum nimmt den ganzen hinteren Abschnitt der Keule (des Kelches) ein, wird fünfeckig, prägt auch dem ganzen hintersten Körperabschnitt diese Gestalt auf und bedingt so zuerst den strahligen Bau (Fig. 831, 832, 834).

Das Vorderende der Larve wird zum apicalen Ende des Stieles, das Hinterende zur oralen Seite des Kelches der festsitzenden, pentacrinusähnlichen Larve.

Das Hydrocöl erleidet dieselbe Drehung und Verschiebung, wie das Vestibulum. Es liegt nach wie vor unter dem Boden dieses letzteren. Von der Hufeisengestalt ist es zu der ringförmigen übergegangen, doch bleibt der Hydrocölring noch lange an der Stelle, wo die Oeffnung des Hufeisens war, ungeschlossen. Die 5 Ausstülpungen desselben drängen das Ectoderm des Vestibularbodens vor sich her und in die Vestibularhöhle vor, sie erscheinen bald dreigetheilt, so dass nun im Ganzen 5×3 Tentakel vorhanden sind, zu denen dann noch 10 weitere hinzukommen, die paarweise an der Basis der Primärausstülpungen auftreten.

Der Steinkanal bricht in den Parietalsinus durch. Die Stelle, wo dies geschieht, entspricht aber nicht der Stelle, wo Hydrocöl und Parietalsinus ursprünglich in offener Verbindung standen.

Auch der Parietalsinus betheiligt sich an der Verschiebung. Er war bei der freischwimmenden Larve vor dem Hydrocöl gelagert. Diese Lage behält er bei, indem er sich aber gleichzeitig mit dem Hydrocöl nach hinten (gegen das Oralende) verschiebt. Er nähert sich dabei seinem äusseren Porus. Verglichen mit den übrigen Organen, bleibt er im Wachsthum zurück und wird unansehnlich.

Es steht also jetzt das Hydrocöl durch den Steinkanal mit dem Parietalsinus und dieser durch den Hydroporus mit der Aussenwelt in offener Communication.

Der Darm. An der Darmblase spielt sich ein merkwürdiger Vorgang ab. Aus ihrer Wand lösen sich zahlreiche Zellen los, welche in ihren Hohlraum einwandern und ihn schliesslich gänzlich ausfüllen. Sie verschmelzen meist zu einer grossen, dotterähnlichen Masse, welche später als Nährmaterial vollständig resorbirt wird.

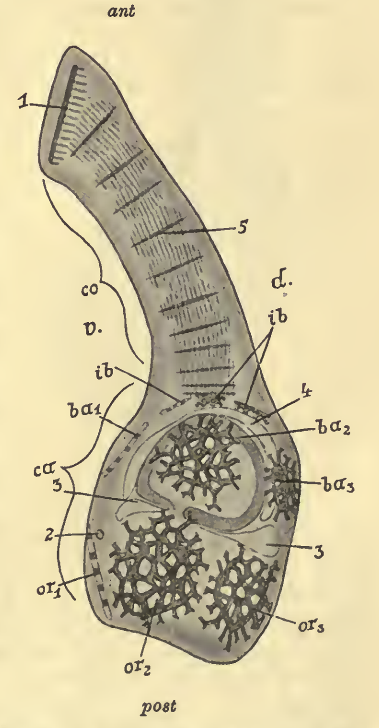


Fig. 831. **Junge festsitzende Larve von Antedon, 48 Stunden nach dem Ausschwärmen,** von der linken Seite, nach SEELIGER. *co* Stiel, *ca* Kelch, ba_1—ba_3 Basalia, or_1—or_3 Oralia, *ib* Infrabasalia der linken Seite, 1 Fussplatte, 2 Hydroporus, 3 linkes Cölom, 4 rechtes Cölom, 5 Stielglieder.

Der Boden des Vestibulum vertieft sich in seiner Mitte trichterartig nach vorn gegen die Darmblase zu. Dieser Trichter, welcher durch den Hydrocölring hindurchtritt, wird zum Oesophagus, er setzt sich mit einem ihm entgegenkommenden, nach hinten gerichteten Fortsatz der Darmblase in Verbindung.

Fig. 832.

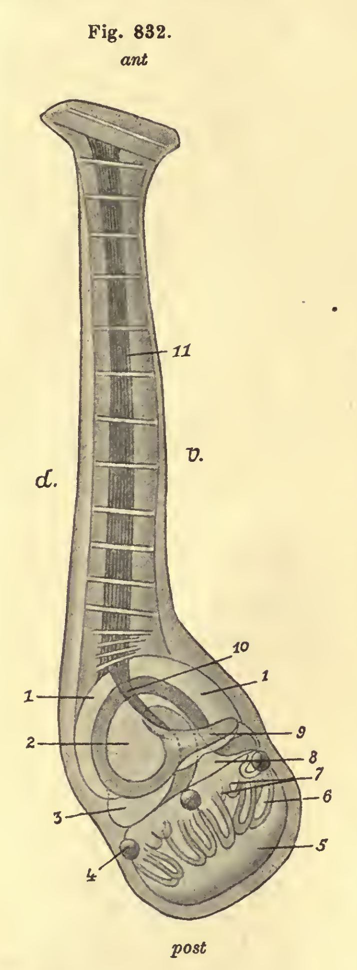


Fig. 833.

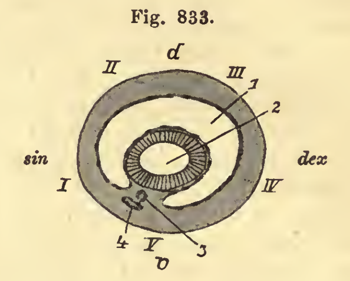


Fig. 832. **84-stündige, gestielte Larve von Antedon, mit 25 Tentakeln,** von der rechten Seite, nach SEELIGER. Kalkstücke nicht dargestellt. 1 Rechter Cölomsack, 2 Magendarm, 3 linker Cölomsack, 4 Sacculi, 5 Vestibulum, noch geschlossen, 6 die 15 primären Tentakel, 7 die 5 Paar secundären, interradialen Tentakel, 8 Schlund, 9 Hinterdarm, 10 Axenorgan, 11 Faserstränge im Stiel, Fortsetzungen des Axensinus.

Fig. 833. **Querschnitt durch die Region des linken oder oralen Cöloms einer 108-stündigen, festsitzenden Larve von Antedon,** nach SEELIGER. *I—V* Die 5 Radien, 1 linkes = orales Cölom, 2 Oesophagus, 3 Steinkanal, 4 Parietalkanal.

An der Darmblase geschieht eine Sonderung in einen blasenförmigen, links in der Larve gelegenen Magenabschnitt und einen engeren, quer auf der rechten Seite ventralwärts verlaufenden Theil, der aus dem ersteren mit breiter Basis entspringt und blind endigt: es ist der Hinterdarm. Der Hinterdarm wächst dann mit seinem blinden Ende auf der Ventralseite nach links hinüber.

Das Cölom. Die beiden Cölomtaschen verlagern sich und breiten sich in eigenthümlicher Weise aus. Die linke Cölomtasche verlagert sich ganz nach hinten und wird zum oralen Cölom, welches den Oesophagus jederseits von oben nach unten umwächst, nimmt also die Gestalt eines hohlen Hufeisens an, welches umfasst (in der Reihenfolge von innen nach aussen aufgezählt) den Oesophagus, den Steinkanal und den Parietalkanal. Die Oeffnung des Hufeisens ist dabei ventralwärts nach links gerichtet, und indem hier die beiden Schenkel des hufeisenförmigen linken (jetzt oralen) Cöloms einander entgegenwachsen, kommt ein kurzes longitudinales Nebenmesenterium zu Stande. Die rechte Cölomblase wird unter Formveränderungen, Ausdehnungen und Verschiebungen, die schwer kurz darzustellen sind, zum aboralen oder apicalen

Cölom. Das die ursprünglich rechte von der ursprünglich linken Cölomblase trennende longitudinale Hauptmesenterium wird bei den beschriebenen Verschiebungen dieser Cölomblasen zu einem quergestellten, das orale vom apicalen Cölom trennenden Mesenterium, welches den Oesophagus wie ein Diaphragma umgiebt. Auch im Bereiche des rechten, jetzt aboralen Cöloms kommt ein longitudinales, etwas schief verlaufendes Nebenmesenterium zur Ausbildung, welches etwas rechts von der ventralen Medianlinie verläuft. Die Wände des apicalen (ursprünglich rechten) Cöloms setzen sich vorn immer noch in die Wände der 5 den gekammerten Sinus bildenden Röhren fort, aber an der Uebergangsstelle zwischen beiden sind sie aneinander gepresst, so dass eine offene Communication zwischen beiden nicht mehr stattfindet.

Das Axenorgan (Genitalstolo) des Kelches entsteht als eine Verdickung der linken Epithelwand des longitudinalen Nebenmesenteriums des aboralen Cöloms, am vordersten (apicalen) Ende desselben, wo das gekammerte Organ anfängt. Da die Genitalstränge der Arme und Pinnulae höchst wahrscheinlich als Auswüchse des Axenorganes sich anlegen, so wäre der Nachweis erbracht, dass auch bei den Crinoideen die Genitalzellen in letzter Linie vom Endothel der Leibeshöhle abstammen. Die wulstförmige Verdickung streckt sich in die Länge, in dem sie sich theilweise vom Mesenterium abschnürt, hinten reicht sie bis zum oralen Cölom, vorn tritt das Axenorgan in der Mitte zwischen den 5 Röhren des gekammerten Sinus in den Stiel hinein.

Im aboralen Cölom fängt die Trabekelbildung an. Einzelne Endothelzellen verlängern sich und ragen säulenförmig in die Cölomhöhle vor. Aehnliches geschieht im Hydrocöl.

Das Skelet. Bei der Verlagerung des Vestibulums an das Hinterende der Larve verlagern sich auch die Skeletstücke. Die durch die 5 Oralia und durch die 5 Basalia gebildeten Hufeisen schliessen sich zu zwei Plattenringen oder Plattenkränzen. Der Kranz der Oralia verschiebt sich so nach hinten und in das Dach des Vestibulums hinein, dass die 5 Stücke zusammen eine Pyramide bilden, deren abgestutzte Spitze das am hintersten Ende der Larve gelegene Centrum des Vestibulardaches ist. Es sind also die Oralia jetzt aus dem Bereich des linken (oralen) Cöloms herausgerückt.

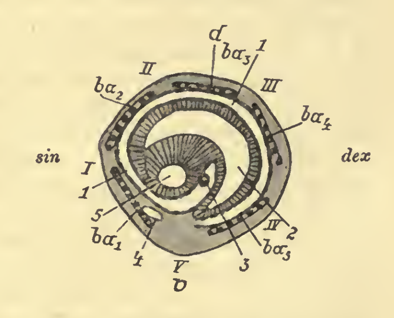


Fig. 834. Schematischer Querschnitt durch die Region des aboralen Cöloms einer ca. 108-stündigen Antedonlarve, nach Seeliger. *I—V* Die 5 Radien, ba_1—ba_5 die 5 Basalia, 1 rechtes oder aborales Cölom, 2 Hinterdarm, 3 Axenorgan, 4 Parietalkanal, 5 Oesophagus.

Der vor (apicalwärts von) den Oralia gelegene Kranz der Basalia bildet eine Pyramide in der Leibeswand des Kelches, um das aborale Cölom herum, deren abgestutzte Spitze am Anfange des Stieles oder am vorderen (apicalen) Ende des Kelches liegt. Oralia und Basalia bilden zusammen eine an beiden Enden abgestutzte fünfseitige Doppelpyramide. An der abgestutzten Spitze der Basalpyramide liegen im Umkreise der obersten (hintersten) Stielglieder die 4 oder 5 kleinen Infrabasalia. Die Zahl der Stielglieder nimmt zu, und der Vorderkörper

der Larve setzt sich immer deutlicher als Stiel von dem 5-strahlig gewordenen Hinterkörper, dem Kelche, ab.

Die Oralia und Basalia stehen alternirend mit den Primärausstülpungen des Hydrocöls, d. h. sie sind interradial gelagert. Bezeichnet man die Primärausstülpung des Hydrocöls, welche bei Betrachtung der Larve von der Oralseite in der Richtung des Uhrzeigers zunächst auf den bei dieser Betrachtung rechts und ventral gelagerten Hydroporus folgt, als No. I und die in derselben Richtung successive folgenden als II, III, IV und V, bezeichnen wir weiter dasjenige Orale, resp. Basale, welches im Interradius zwischen Radius I und V liegt, als das erste, alle in der Richtung des Uhrzeigers darauf folgenden als Oralia, resp. Basalia 2 bis 5, so kann man constatiren, dass der Hydroporus auf älteren Stadien der festsitzenden Larve vom Basaltheile der ersten Oralplatte umschlossen wird. Auf solchen Stadien sieht man auch, wie die Infrabasalia zu einer einheitlichen Platte, dem Centrodorsale, verschmelzen, die im Centrum ein Loch zum Durchtritt des gekammerten Organes besitzt.

Während der ersten Entwickelungsperiode der Larve, die sich festgeheftet hat, erfolgt auch das erste Auftreten der Sacculi. Es entstehen deren zunächst 5 genau radial an der Basis des Mitteltentakels einer Tentakelgruppe, auf der Aussenseite des Ringkanals. Sie lassen sich der Entstehung nach auf Haufen von Mesenchymzellen zurückführen.

IV. Die gestielte Larve nach Durchbruch des Vestibulums
(vom 5. Tage nach dem Ausschlüpfen bis zur 6. Woche) (Fig. 835).

Der Kelch sondert sich immer schärfer vom Stiele.

Das Dach des Vestibulums wird gegen seine Mitte immer dünner und bekommt schliesslich hier ein Loch. Von diesem centralen Loche aus dringen Einschnitte in radialer Richtung gegen die periphere Basis des Daches vor, so dass das Dach in 5 interradial gelagerte Lappen oder Klappen getheilt wird, von denen ein jeder eine Oralplatte enthält. Diese Lappen können nach aussen umgeschlagen und wieder zusammengelegt, d. h. die Klappenpyramide kann geöffnet und geschlossen werden. Das Vestibulum hat sich nach aussen geöffnet.

Die 5 Tentakel verlängern sich inzwischen und erhalten ihre Papillen. Sie ragen gewöhnlich zwischen den 5 Oralklappen nach aussen vor.

Das definitive (und zwar das orale oberflächliche) Nervensystem entsteht völlig unabhängig vom larvalen Nervensystem, das gänzlich verschwindet. Das erste Auftreten des Nervenringes wurde erst sehr spät, lange Zeit nach Durchbruch des Vestibulums beobachtet. Das Ectoderm der Mundscheibe, d. h. des ursprünglichen peripheren Vestibularbodens — der centrale Theil hat sich zur Bildung des Oesophagus eingesenkt — verdickt sich in einem Kreise, der von den Tentakeln umstellt wird, und wird hier mehrschichtig. Die Zellen der tieferen Lage liefern das Nervengewebe.

Weder die Anlage des oralen tiefliegenden, noch diejenige des apicalen Nervensystems wurde bis jetzt mit Sicherheit beobachtet.

Bezüglich des Verdauungskanales erweist es sich, dass der Mund von Anfang an nicht genau im Centrum der Mundscheibe liegt, sondern etwas excentrisch in dem von Radius I und V begrenzten Interradialfelde.

Der Magen wird zu einem umfangreichen Sacke, und die in ihm enthaltene dotterähnliche Zellenmasse wird allmählich resorbirt. Der Hinterdarm entspringt aus ihm (im Interradius III—V) mit breiter Basis, verjüngt sich dann zu einem Rohre, welches — die Larve vom oralen Pole betrachtet — in der Richtung des Uhrzeigers, im horizontalen Mesenterium, der Leibeswand genähert, den Interradialraum IV—V durchzieht, den Radius V überschreitet, um sich sofort nachher im Interradialraume V—I durch den inzwischen zum Durchbruch gelangten After, der seitlich am Kelche sich bildet, nach aussen zu münden. Es ist also derselbe Interradius, in welchem auch der Hydroporus liegt, er liegt an der ursprünglichen Bauchseite der bilateral-symmetrischen Larve. Bei der Bildung des Afters ist das Ectoderm nicht betheiligt.

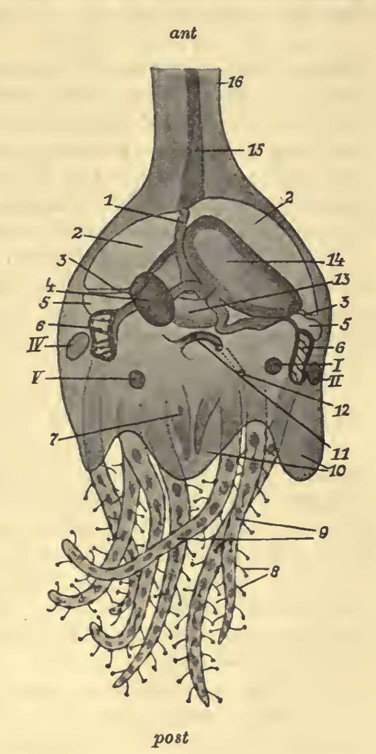


Fig. 835. **Kelch einer 5-wöchentlichen entkalkten Larve von Antedon, mit ausgestreckten Tentakeln,** von links und unten, nach SEELIGER. *I—V* Die 5 radial gelagerten primären Sacculi, 1 Axenorgan, 2 rechtes (aborales) Cölom, 3 Hauptmesenterium, zwischen dem rechten (aboralen) und dem linken (oralen) Cölom, 4 auf den Magen folgender Hinterdarm, 5 orales Cölom, 6 Hydrocölring, 7 zwei der 10 Secundärtentakel, 8 Tentakelpapillen, 9 primäre Tentakeln (von im Ganzen 15 sind 7 dem Beschauer zugekehrte gezeichnet), 10 Mundklappen, 11 Steinkanal, 12 Hydroporus, 13 Schlund, 14 Magen, 15 Fortsetzung des gekammerten Organes in den Stiel 16.

Was die Cölomsäcke anbetrifft, so gehen an ihnen durchgreifende Veränderungen vor, die sich kurz, wie folgt, resumiren lassen.

a) Der gekammerte Sinus giebt seinen Zusammenhang mit dem ursprünglich rechten, jetzt aboralen Cölomsack vollständig auf.

b) Die Mesenterien (sowohl das horizontale Haupt-, als die longitudinalen Nebenmesenterien) werden vollständig resorbirt, und es fliessen in Folge dessen das rechte und linke Cölom zu einer grossen Leibeshöhle zusammen.

c) Die Trabekeln (endothelialen Ursprungs) entwickeln sich sehr stark und durchsetzen nach allen Richtungen, ein Maschenwerk herstellend, die Leibeshöhle.

d) Das Axenorgan löst sich als selbständiger, solider Zellenstrang ab, verlängert sich bis an die Kelchdecke (Mundscheibe) und wird später hohl.

e) Am Parietalsinus, der ganz in die Leibeswand zu liegen kommt, prägt sich immer mehr ein Gegensatz zwischen einem bläschenförmigen und einem engen, kanalförmigen, durch den Hydroporus nach aussen mündenden Abschnitt aus. Der erstere, in welchen der primäre Steinkanal einmündet, verliert sein selbständiges Endothel, und es schwindet höchst wahrscheinlich auch seine dünne, ihn vom Cölom son-

dernde Wand, so dass er dann aufhört, als gesonderter Hohlraum zu existiren. Jetzt mündet der Steinkanal in die allgemeine Leibeshöhle, und diese steht durch den verengten Abschnitt des ursprünglichen Parietalkanals und durch den Hydroporus im Analiinterradius mit der Aussenwelt in Communication.

Am Hydrocöl gelangt der Wassergefässring zum völligen Verschluss. Die gesammte Hydrocölmusculatur wird von dem Hydrocölepithel selbst gebildet. Die Trabekeln im Innern des Kanalsystems nehmen an Zahl zu. Was die Tentakel anbetrifft, so hat sich folgende Veränderung vollzogen. Früher waren die 25 Tentakel zu 5 radiären Gruppen von je 5 angeordnet. Die 5 Tentakelkanäle einer Gruppe hatten einen gemeinsamen, aus dem Ringkanal entspringenden Tentakelkanal. Jetzt entspringen alle 5 Tentakelkanäle direct aus dem Wassergefässringe.

Noch während der Periode der gestielten festsitzenden Larve bilden sich 4 neue Steinkanäle und 4 neue Kelchporen, in den übrigen Interradien. Diese und alle später auftretenden können sich jedoch selbstverständlich nicht in derselben Weise bilden wie der primäre Kelchporus.

[Man hat das Stadium, dessen Ausbildung wir eben geschildert haben, als Cystideenstadium bezeichnet, indem man hauptsächlich auf das Fehlen der Arme, die noch nicht vorhandene Sonderung des Kelches in Apicalkapsel und Kelchdecke und darauf hinwies, dass die Anlage der Geschlechtsorgane als Axenorgan im Körper auftritt, während die Geschlechtsdrüsen später in den Armen, speciell in den Pinnulae liegen.

Dem gegenüber ist zu bemerken:

1) Das Fehlen der Arme ist für die Cystideen nicht kennzeichnend, ebensowenig die fehlende Sonderung des Kelches in Apicalkapsel und Ambulacralscheibe.

2) Das Skeletsystem der festsitzenden Comatulalarve ist durchaus radiär und besteht aus den 3 Kränzen der Radialia, Basalia und Infrabasalia. Dagegen ist gerade für die Cystideen die unregelmässige Anordnung der Skeletstücke im Allgemeinen charakteristisch. Diejenigen Cystideen, welche mit Bezug auf Zahl und radiäre Anordnung der Skeletstücke sich am meisten der Larve von Comatula nähern, sind auch diejenigen, die unter allen Cystoideen weitaus am nächsten mit den Crinoiden verwandt sind.

3) Das Hydrocöl der gestielten Comatulalarve besteht in sehr einfacher Weise aus dem Wassergefässring und einem Kranz von Tentakeln, die ihren Tentakelkanal direct aus dem Wassergefässring beziehen. Bei den Cystoideen müssen von dem Wassergefässring Radiärkanäle abgegangen sein, ihren Verlauf unter den Nahrungsfurchen der Ambulacren genommen, rechts und links Tentakelkanäle abgegeben haben und wahrscheinlich auch in die Arme eingedrungen sein.

4) Das Auftreten der ersten Anlage der Geschlechtsdrüsen im Körper beweist nur, und das gilt für alle Echinodermen, dass die definitive Lage in den Armen eine secundäre ist.

In der Lage des Afters besteht allerdings Uebereinstimmung.]

V. Letztes Stadium der festsitzenden, gestielten Larve. Pentacrinus-Stadium (vergl. Fig. 707, p. 963).

Dieses Stadium ist durch die Anlage der Arme ausgezeichnet, welche in den Radien zwischen dem Kranze der Oralia und dem Kranze der

Basalia auszuwachsen beginnen. Eine jede Armanlage wird vom ersten Anfang an auf ihrer Apicalseite unterstützt durch eine neue auftretende Skeletplatte. Das sind die 5 Radialia der Apicalkapsel. Distalwärts von jedem Radiale treten beim auswachsenden Arme zwei neue in einer Flucht liegende Skeletstücke, das erte und zweite Costale, auf. Dann gabelt sich die weiterwachsende Armanlage, es werden die Distichalia gebildet u. s. w.

Bei der Bildung der Arme werden die 5 mittleren (streng radiär angeordneten) Tentakelkanäle der 5 Tentakelgruppen zu den Radiärgefässen, die sich mit den Armanlagen gabeln. Doch sind über diesen Punkt neuere genaue Untersuchungen sehr wünschenswerth.

Der Abstand zwischen Oralpyramide und der Armbasis vergrössert sich, und so kommt die Kelchdecke zu Stande. Die Pyramide von 5 Oralklappen in der Mitte der letzteren bleibt im Wachsthum zurück und die Klappen mit ihren Skeletstücken lassen sich schliesslich nicht mehr nachweisen. Um den After, welcher auf die Kelchdecke zu liegen kommt, bildet sich vorübergehend eine Analplatte.

Auf diesem Stadium ist die Uebereinstimmung der festsitzenden und gestielten Larve von Antedon mit den Inadunata, besonders den sogenannten Larviformia (vgl. pag. 889, 916, 921, 950, 951 etc.) eine ganz auffallende, sofort in die Augen springende.

Der Kelch mit den Armen löst sich dann früher oder später vom Stiele los und kann sich entweder mit den Armen rudernd fortbewegen oder mit den Cirren anklammern. Beim Loslösen vom Stiel bleiben nämlich einige oberste Quirlglieder, an welchen sich Ranken gebildet haben, mit dem Kelche in Verbindung; sie verschmelzen mit einander und mit dem Centrodorsale. Die Basalia ihrerseits verschmelzen zu der Rosette, welche dann bald von der grossen Centrodorsalplatte vom Apex her überwachsen wird.

XXII. Phylogenie.

Kein Stamm steht in der Thierwelt so scharf abgegrenzt da, wie derjenige der Echinodermen. Alles in ihrer Organisation ist fremdartig, selbst der radiäre Bau ist fremdartig, insofern er im Gegensatz zu demjenigen vieler Cölenteraten nur die Maske ist, hinter welcher sich eine uns noch unverständliche, complicirte Asymmetrie verbirgt. Wir sind nicht im Stande, irgend einen erwachsenen Vertreter der Echinodermen mit irgend einem erwachsenen Vertreter eines anderen Thierstammes von phylogenetischen Gesichtspunkten aus zu vergleichen.

Die Schwierigkeiten, die dem Versuche einer Reconstruction der Phylogenese der Stachelhäuter entgegenstehen, werden noch dadurch vermehrt, dass sich auch die typischen, charakteristischen Echinodermenlarven auf keinem Stadium der Entwicklung mit irgendwelchen erwachsenen Formen, oder mit irgendwelchen Larvenformen anderer uns bekannter Thierformen vergleichen lassen. Eine Ausnahme machen vielleicht nur die im nächsten Kapitel zu besprechenden Enteropneusten.

Wenn wir nun, auf dem Boden der Gastraeatheorie stehend, für die Metazoen eine gemeinsame, zweiblätterige Stammform annehmen, so liegt angesichts der erwähnten Schwierigkeiten der Gedanke nahe, dass die Stammform der Echinodermen sich schon ausserordentlich frühzeitig ab-

gezweigt, schon etwa auf einem der Gastrula correspondirenden phyletischen Stadium. Durch eine solche Annahme würden das Echinoderm und die Echinodermenlarve einer vergleichend-anatomischen und vergleichend-embryologischen Betrachtung entrückt, und es würden solche Betrachtungen nur innerhalb des Echinodermenstammes selbst angestellt werden können.

Es scheint uns nun, dass wir doch noch nicht auf den Versuch verzichten dürfen, die Echinodermen den über den Cölenteraten stehenden Metazoen etwas mehr zu nähern. Die anatomischen und ontogenetischen Untersuchungen der letzten Zeit haben Thatsachen zu Tage gefördert, welche neue Aussichten eröffnen. Wir nennen den Nachweis einer Scheitelplatte und eines Larvennervensystems, die Bemühungen, zwei Paar Enterocölsäckchen bei der Larve zu demonstriren, den Nachweis, dass die Gonaden ihrer ersten Anlage nach aus dem Endothel des Cöloms hervorgehen, die Idee, den Steinkanal oder den Hydroporus als einen Nephridialkanal zu betrachten u. s. w.

All das berechtigt uns freilich noch nicht, die Echinodermenlarve mit bestimmten anderen über den Cölenteraten stehenden Metazoen oder deren Larven in näheren Vergleich zu bringen, es seien denn die Enteropneusten. Aber die erwähnten Befunde und Gesichtspunkte sind doch geeignet, uns den Echinodermenkörper etwas weniger fremdartig erscheinen zu lassen. Es handelt sich um wichtige Organisationsverhältnisse, in denen eine fundamentale Uebereinstimmung mit den sogenannten Triploblastica besteht.

Daran, dass die Echinodermen einen einheitlichen, natürlich umgrenzten Kreis des Thierreiches bilden, ist nicht zu zweifeln und ist nie gezweifelt worden. In das Phylogenetische übersetzt heisst das, alle Echinodermen haben eine gemeinsame Stammform.

Innerhalb der Echinodermen aber sind wieder die Klassen scharf gesondert und natürlich umgrenzt. Unter den bekannten Echinodermen existiren keine Zwischenformen zwischen den Pelmatozoen, Holothurien, Seeigeln, Seesternen, Schlangensternen. Jedes bekannte Echinoderm lässt sich sofort entweder als Seeigel, oder als Seestern, oder als Seewalze etc. erkennen. Nur allein die Cystoideen machen vielleicht eine Ausnahme, indem sie sich einerseits entschieden den Crinoideen anschliessen, mit anderen Formen aber möglicherweise dem anderen Extrem, den Holothurien, sich annähern. Allein die Verwerthung der Cystoideen hat etwas Missliches, wegen der unbestreitbaren Unsicherheit der Rückschlüsse vom Bau des Skeletes auf die innere Organisation.

Es scheint uns, als ob nicht die geringste Berechtigung vorliege, die Echinodermenklassen in bestimmter Weise auf einander zurückzuführen. In Sonderheit vermögen wir in keiner Weise die Berechtigung der in neuerer Zeit in den Vordergrund getretenen Ansicht zu erkennen, dass die Holothurien der Stammform der Echinodermen näher stehen, als irgend eine andere Klasse. Wohl aber führt die Morphologie der Geschlechtsorgane zu der Ansicht, dass die Holothurien allen übrigen Echinodermen, die Cystoideen vielleicht ausgenommen, gegenüberzustellen sind.

Berücksichtigen wir die gesammte Morphologie der Echinodermen, so werden unsere phylogenetischen Erwägungen in erster Linie bestimmt durch die fundamentale Thatsache, dass das unter einer radiären Maske asymmetrische Echinoderm ontogenetisch hervorgeht aus einer bilateral-symmetrischen Larve, aus der sogenannten Dipleurula.

Es ist also zunächst zu diskutiren

die Dipleurulalarve.

Zwei Ansichten stehen einander gegenüber: 1) Der bilaterale Bau der Larve ist ein secundärer, innerhalb der Echinodermenklasse, durch die freischwimmende Lebensweise erworbener. 2) Der bilaterale Bau der Larve ist ein Erbstück von einer gemeinsamen Echinodermenstammform oder von der Larve einer solchen Stammform. Die erstere Ansicht ist wohl jetzt allgemein aufgegeben. Die Lebensweise hätte wohl eine bilaterale äussere Gestalt, aber gewiss nicht den so ausgesprochen bilateral-symmetrischen Bau der inneren Organe hervorrufen können.

Suchen wir nun, gestützt auf eine Vergleichung der verschiedenen Dipleurulalarven der Echinodermen, ein Bild von dem muthmaasslichen correspondirenden phyletischen Stadium zu entwerfen, so dürfte dasselbe folgendermaassen ausfallen. Körper frei beweglich, ovoid bilateral-symmetrisch, Mund vorn auf der Bauchseite, After am Hinterende oder hinten auf der Bauchseite. Am Scheitel ein Nervencentrum in der Tiefe des zu einem Sinnesorgan (Scheitelplatte) differenzirten ectodermalen Epithels. Vom Nervencentrum auf der Bauchseite nach hinten ziehend zwei mit Ganglienzellen besetzte Nervenstränge in der Tiefe des Körperepithels. Der Darm zerfällt in den ectodermalen (?) Schlund, den erweiterten entodermalen Mitteldarm und den ebenfalls entodermalen Hinterdarm. Zu Seiten des Darmes zwei Paar Cölomblasen, das vordere Paar zu Seiten des Schlundes, das hintere zu Seiten des Mittel- und Hinterdarmes. Die beiden vorderen Cölomblasen (oder hintere Abschnitte derselben) durch einen Kanal seitlich oder dorsalwärts mit der Aussenwelt in Verbindung (vergl. das interessante temporäre Vorkommen eines rechtsseitigen Hydroporus bei Seesternen, besonders Asterias vulgaris). Die Geschlechtsproducte entwickeln sich aus dem Endothel des Cöloms.

Ein solcher Organismus hat nichts Befremdendes. Wir würden ihn im System ebenso gut zu den Würmern stellen, wie z. B. die Sagitta, womit freilich im Speciellen nicht viel gesagt wäre. Die Stammform mag auch noch besondere Organe zur Bewegung, Athmung etc. besessen haben, über die sich nichts aussagen lässt, da sie jedenfalls aus der Ontogenie verschwunden sind; denn dass den Wimperreifen eine phylogenetische Bedeutung zukomme, ist sehr fraglich.

Durch die

Metamorphose der Dipleurulalarve

wird diese zu dem unter radiärer Maske asymmetrischen jungen Echinoderm. Der radiäre Bau ist mit einem asymmetrischen verquickt.

Hier sind wieder Betrachtungen von fundamentaler Wichtigkeit über die phyletische Bedeutung dieses Vorganges anzustellen. Sie führen uns mit den meisten neueren Autoren zu folgendem Schlusse: Da ein grosser Ueberblick über die bezüglichen Erscheinungen im Thierreich den radiären Körperbau als eine Folge der festsitzenden Lebensweise erscheinen lässt, müssen wir annehmen, dass aus der freibeweglichen, bilateralen Stammform das radiäre Echinoderm in Anpassung an eine neu erworbene, nämlich eben die festsitzende Lebensweise, hervorging.

Es müssen also alle Echinodermen einmal festsitzende Thiere gewesen sein.

Wenn wir nun ermitteln wollen, wie im Speciellen die Festheftung erfolgte, so scheint es uns unvermeidlich, dass wir uns behufs Beantwortung dieser speciellen Frage nothwendigerweise an die

Crinoiden wenden müssen. Es sind dies die einzigen Echinodermen, welche aller Wahrscheinlichkeit nach die festsitzende Lebensweise nie mehr aufgegeben haben. Dass wir nun gerade nur über die Ontogenie von Antedon unterrichtet sind, welche als voll entfaltete und specialisirte Crinoidenform wieder frei geworden ist, beeinträchtigt den Werth der ermittelten ontogenetischen Thatsachen selbstverständlich nicht.

Denn alle anderen Echinodermen, deren Entwicklung wir untersuchen können, haben die festsitzende Lebensweise schon längst wieder aufgegeben und durchlaufen auch nicht mehr (abgesehen von dem besonderen analogen Fall von Seesternen wie Asterina) ein festsitzendes Larvenstadium. Ihre besondere Entwicklungsweise wird somit, auch wenn sie einfacher sein sollte, mit Bezug auf unsere besondere Frage verglichen mit der der Crinoiden, suspect sein.

Nun erfahren wir aus der Entwickelungsgeschichte von Antedon, dass die Festheftung der Dipleurulalarve dieses Thieres mit der Bauchseite des vorderen Körperendes erfolgt. In ähnlicher Weise vermag sich die Dipleurulalarve von Asterina mit dem vorn zur Entwickelung gelangenden Larvenorgan festzuheften.

Autoren, welche in neuerer Zeit diese Frage in Angriff genommen haben, nehmen an, dass die Festheftung auf der rechten Seite erfolgte; sie machen diese Annahme, um damit die eintretende Asymmetrie zu erklären. Auch uns scheint diese Annahme nothwendig, aber sie muss dahin präcisirt werden, dass die Festheftung rechts vorn erfolgte.

Wenn wir diese Annahme machen, so müssen wir uns weiter fragen: welches waren die Veränderungen, welche die festsitzende Lebensweise nach sich zog.

Es ist schwer, an der Hand des vorliegenden embryologischen Thatsachenmateriales sich eine Vorstellung von diesen Vorgängen zu machen, und es kann sich nur um tastende Erklärungsversuche handeln.

Nach Analogie mit Erscheinungen, die anderswo im Thierreich im Gefolge der festsitzenden Lebensweise ins Leben getreten sind, darf man annehmen, dass die Einrichtungen zur Nahrungszufuhr in erster Linie modificirt und der neuen Lebensweise angepasst wurden. Der Mund verliess die ungünstige Lage und wanderte auf der Ventralseite zunächst nach links, d. h. auf die nunmehrige (der angehefteten Stelle gegenüberliegende) Oberseite. Bei dieser Verschiebung drängte der Oesophagus die mediane und ventrale Wand des linken vorderen Cöloms vor sich her, bettete sich gewissermaassen von aussen in die Cölomblase ein, so dass diese Cölomblase den Oesophagus hufeisenförmig umgab. Im Umkreise des Mundes stülpte sich die Leibeswand und mit ihr die hier gelegene linke vordere Cölomblase zu 5 Tentakeln aus, die wie bei so vielen festsitzenden Thieren in den Dienst der Nahrungszufuhr (auch in den Dienst von Tast- und Respirationsfunctionen) traten. (Analogie mit den Tentakeln und dem hufeisenförmigen Tentakelträger von Bryozoen, Cephalodiscus etc.) So wurde aus dem linken vorderen Cölom, das von Anfang an wie das rechte durch einen Kanal mit der Aussenwelt in Verbindung war, das primäre Hydrocöl mit den Primärtentakeln und dem Hydroporus (Steinkanal). Damit war der erste Anstoss zur Ausprägung des radiären Baues gegeben. Das Hufeisen schloss sich zum Ringkanal.

Die rechte vordere Körperseite, die zum Anheften verwendet wurde, konnte sich zu einem Stiel ausziehen, wie dies bei den meisten Pelmatozoen geschehen. (Vielleicht ist das Larvenorgan von Asterina eine modifi-

cirte Reminiscenz eines solchen Stieles.) Die rechte vordere Cölomblase, die in dieser zum Anheften verwendeten Gegend lag, verlor ihren Ausmündungskanal, atrophirte oder wurde zu einer Stielhöhle (gekammerter Sinus und dessen Fortsetzung im Stiel der Crinoiden?? Cölom des Larvenorgans von Asterina?).

Der Körper entfaltete sich nun vornehmlich in der Mund- und Tentakelregion (auf der linken und vorderen Seite). Der Hinterkörper mit dem After nahe dem Ende war anfangs am Körper wie ein seitlicher Auswuchs oder Buckel, welcher immer mehr zurücktrat und immer weniger den strahligen Habitus störte.

(Nach dieser Idee wäre die stärkere Ausdehnung des Analinterradius, die wir bei vielen vornehmlich paläozoischen Crinoiden finden, möglicherweise ein ursprünglicher Zustand, damit im Zusammenhang das Vorkommen besonderer Analplatten im Analinterradius. Auch die Lage des Afters wäre ursprünglich ausserhalb des Tentakelkranzes, was mit Verhältnissen bei Cystoideen und embryologischen Thatsachen bei Antedon harmonirt.)

Mit diesen Veränderungen umwuchs der linke hintere Cölomsack (er lag ja der nach links [jetzt oben] verschobenen Mundöffnung näher als der rechte) den Oesophagus und wurde unter Bildung eines verticalen Mesenteriums zum oralen Cölom. Die rechte Cölomblase aber breitete sich vorwiegend im unteren (ursprünglich rechten) Bezirke des Körpers aus und wurde (ebenfalls unter Bildung eines Verticalmesenteriums) zum apicalen Cölom. Das beide Cölomabschnitte trennende Mesenterium aber wurde zu einem horizontalen (queren).

Im verticalen Mesenterium bildete sich durch einseitige leistenförmige Verdickung und Wucherung des Endothels die Gonadenanlage (das Axenorgan), welche sich bei reifen Thieren in der Gegend zwischen Mund und After durch den Geschlechtsgang und die Geschlechtsöffnung nach aussen öffnete.

Man kann dieses auf die Folgen der festsitzenden Lebensweise zurückgeführte phyletische Stadium als dasjenige der Pentactaea bezeichnen.

Zum Schutze des Körpers wurden im Mesenchym unter der Haut Kalkplatten, vielleicht ursprünglich in zerstreuter Anordnung, gebildet.

Von der supponirten (unbekannten) Pentactaea zum bekannten Echinoderm.

Die meisten Echinodermen haben später die festsitzende Lebensweise wieder aufgegeben. Der bekannte Fall von Antedon, wo ein im höchsten Maasse der festsitzenden Lebensweise angepasstes Thier wieder frei wurde, ist in dieser Beziehung besonders willkommen und illustrativ.

Am frühesten haben wohl die Vorfahren der Holothurien der festsitzenden Lebensweise entsagt, doch nicht schon auf dem Pentactaeastadium.

Die Organisation der Pentactaea wurde der festsitzenden Lebensweise in vollkommener Weise angepasst, wenn sich die Zahl der Tentakel vermehrte und die Nahrung auffangende Oberfläche vergrösserte. Dies konnte in verschiedener Weise geschehen, wofür bei festsitzenden Thieren anderer Abtheilungen zahlreiche Beispiele vorliegen.

Die Pentactaea mag sich nach einer Richtung hin in folgender Weise vervollkommnet haben.

Der Abstand der Basis der 5 Primärtentakel vom Munde vergrösserte

sich, während der (apicale) Abstand der Primärtentakel vom festsitzenden Pole sich gleich blieb oder geringer wurde. Beim Wegrücken der Primärtentakel vom Munde wurde das Basalstück eines jeden Tentakelkanales in radiärer Richtung unter der oralen Leibeswand ausgezogen, wurde zu einem Radiärkanal, aus welchem alternirend rechts und links, immer proximalwärts vom wegrückenden Primär- jetzt Terminaltentakel neue seitliche Tentakelkanäle hervorsprossten und die Leibeswand in Form von Tentakeln hervorstülpten. So entstand in jedem Radius eine Doppelreihe von (genau genommen in den Ecken einer Zickzacklinie stehenden) Tentakeln. Herunterfallende Nahrungspartikelchen wurden zwischen den beiden Reihen einer Doppelreihe wie durch eine Allee hindurch zum Munde befördert. Es vervollkommnete sich diese Einrichtung dadurch, dass die Alleen sich zu Furchen, den Nahrungsfurchen oder Ambulacralfurchen, einsenkten, dass diese Furchen sich mit Transportmitteln, in unserem Falle mit Cilien, versahen, dass die Epithelzellen der Furchen sehr empfindlich, d. h. zu Sinneszellen wurden, und dass sich hier epitheliale Nervenleisten, die Radiärnerven bildeten, die im Umkreise des Mundes zum Nervenring zusammenflossen.

Der Gedanke, dass das Auftreten des radiären Nervensystems der Echinodermen eine Folgeerscheinung des Auftretens der Ambulacralfurchen und der an ihnen spalierbildenden, empfindlichen Tentakel war, liesse sich ohne Schwierigkeit im Einzelnen verfolgen, wozu in diesem Handbuch nicht Raum ist.

Auf diesem Stadium stehen die armlosen, mit Platten gepanzerten Cystoideen. Das Geschlechtsorgan ist im Körper eingeschlossen und mündet mit einer einzigen Oeffnung (der „dritten“ Oeffnung der Cystoideen) nach aussen.

Auf einem ähnlichen phyletischen Stadium mögen die Vorfahren der Holothurien die festsitzende Lebensweise aufgegeben haben. Zur Locomotion benutzten sie die in 5 meridianen Doppelreihen angeordneten Tentakel, der Körper streckte sich in die Länge, der After rückte an das frei werdende Apicalende. Die Nahrung wurde direct durch den Mund eingeführt, in den Dienst der Nahrungsaufnahme trat der sich zum Pharynx verstärkende Oesophagus, traten die sich specialisirenden, dem Munde zunächst liegenden Mundtentakel. Die Nahrungsfurchen wurden functionslos, nicht aber ihre die Füsschen bedienenden epithelialen Nervenleisten. Jetzt konnten sich die Nahrungsfurchen zum Schutze der Nervenleisten röhrenförmig abschliessen; die Nervenleisten wurden zu den subepithelialen Radiärnerven, das Lumen der geschlossenen Röhren zum Epineuralkanal. Es sind also nach dieser Idee, und dies gilt ebensogut für die Ophiuroidea und Echinoidea, die subepithelialen Radiärnerven mit ihrem Epineuralkanal die röhrenförmig abgeschnürten Nahrungsfurchen, die sich ihrer ursprünglichen Function in dem Maasse entfremdeten, als mit dem Neuerwerb der freien Lebensweise wieder directe Nahrungsaufnahme durch den Mund eintrat.

Von nebensächlicher Bedeutung ist bei der Ableitung des Holothurienkörpers, der noch das einzige Geschlechtsorgan und die einzige Genitalöffnung besitzt, die Frage, ob der Zustand seines Skeletes als ein ursprünglicher zu betrachten sei, oder ob nicht vielmehr das Holothurienskelet durch Vermehrung der Skeletstücke, lockere Anordnung derselben und unter Abnahme ihrer Grösse sich aus dem Plattenpanzer cystoideenähnlicher Thiere hervorbildete.

Die Längs- und Ringmuskeln können Neubildungen sein, sie können

aber ebensogut vom festsitzenden Vorfahrenstadium ererbt sein, dem sie so gut Dienste leisten konnten, wie die Längs- und Ringmuskeln den Actinien.

Nach den vorstehenden Ausführungen erscheint es selbstverständlich, dass wir die Paractinopoda (Synaptiden) durchaus nicht für ursprüngliche Holothurienformen halten können. Sie sind im Gegentheil sehr specialisirte Formen, die in Anpassung an die limicole Lebensweise die Füsschen und die Radiärkanäle (diese legen sich ontogenetisch noch an) verloren haben.

Wir haben die Pentactaea sich nach der Richtung gewisser Cystoideen und der Holothurien vervollkommnen und umwandeln lassen.

Indem sie zunächst festsitzend blieb, konnte sie sich nach einer anderen Richtung vervollkommnen.

Der vom Stiel getragene Körper konnte klein bleiben, sich aber in der Richtung der sich vom Munde entfernenden Primärtentakel zu Fortsätzen, den Armen, ausziehen, deren Ende immer durch den Besitz der Primärtentakel ausgezeichnet blieb. Secundäre Tentakel entstanden aus den die Arme der Länge nach durchziehenden Radiargefässen (den Tentakelkanälen der Primärtentakel) ganz in derselben Weise, wie oben geschildert; ebenso bildeten sich die Nahrungsfurchen und ihre Nervenleisten in der nämlichen Weise. Eine weitergehende vervollkommnete Anpassung an die festsitzende Lebensweise wurde erzielt durch Verästelung der Arme und Bildung der Pinnulae. So wurde die nahrungauffangende Oberfläche immer mehr vergrössert.

Die Richtung der Vervollkommnung, die wir hier kennzeichnen, ist die Crinoidenrichtung. Die Crinoiden haben es in der That in dieser Richtung am weitesten gebracht.

Die Entfaltung der Armkrone am klein bleibenden Körper zog nothwendige Consequenzen nach sich. Der Körper (Kelch, Scheibe) und der Stiel (falls ein solcher zur Ausbildung gelangte) musste für das Tragen der auswachsenden Arme die nöthige Festigkeit erlangen. Dies geschah durch die Bildung des mehr oder weniger festen Plattenpanzers. Der Stiel erhielt die Festigkeit durch die Ausbildung der Stielglieder; der Kelch durch die Ausbildung der Apicalkapsel, und hier scheinen mir doch alle Thatsachen dafür zu sprechen, dass die Stammform der Crinoidenreihe eine bestimmte Zusammensetzung der Apicalkapsel besass, dass sie 5 Infrabasalia, 5 Basalia und 5 Radialia in ihrer charakteristischen Anordnung, und daneben noch Analia, aufwies. Zum Schutze des Mundes gesellten sich 5 Oralia hinzu, zusammen eine Pyramide bildend, die geöffnet und geschlossen werden konnte. Zur Stütze der Arme und im Zusammenhang mit dem sich ausbildenden Vermögen, die Armkrone zu entfalten und zu schliessen, bildete sich das gegliederte Armskelet.

Mit dem Auswachsen der Arme am klein bleibenden Körper setzte sich das Cölom in erstere fort, erstreckten sich Fortsätze der einheitlichen Gonadenanlage (des Axenorganes) in dieser oder jener Weise in die Arme hinein, um in grösserer oder geringerer Entfernung vom Kelch (oder von der Scheibe) fertil zu werden und die Gonadenbüschel zu liefern, von denen ein jedes sich durch eine besondere Oeffnung (oder durch besondere Oeffnungen) nach aussen öffnete.

Auch hierin sind die Crinoiden die extremsten Formen.

Wir glauben nun, dass zur Crinoidenrichtung auch die Echinoideen, Ophiuroideen und Asteroideen als Seitenzweige gehören.

Zuerst und zwar sehr frühzeitig haben sich die Seeigel abgezweigt. Sie wurden frei, benutzten ihre Tentakel zur Locomotion, nahmen die Nahrung direct durch den Mund auf, die Nahrungsfurchen mit der Nervenleiste wurden zu den subepithelialen Radiärnerven. Die Arme wurden in den sich vergrössernden Kelch, in die Schale zurückbezogen, indem das apicale Armskelet verkümmerte und so die (ambulacralen) Enden der Arme direct an die sich immer mehr verkleinernde Apicalkapsel angrenzten. Die Apicalkapsel wurde frei, und der After konnte sich in ihr Centrum verlagern.

Wir kommen zu dieser, so viel wir wissen, bis jetzt noch nie geäusserten Ansicht von der Abstammung der Seeigel von mit Armen ausgestatteten, festsitzenden Stammformen vornehmlich aus folgendem Grunde:

Die Echinoiden besitzen 5 Paar Gonaden, die anfänglich durch Vermittelung eines aboralen Ringstranges mit dem Axenorgan in Zusammenhang stehen.

Wir können uns diesen wichtigen Unterschied von den Holothurien, mit denen man sonst die Echinoideen vergleicht, nur durch die Annahme erklären, dass die Seeigel ursprünglich Arme besessen haben, welche die fertilen Auswüchse der centralen Genitalanlage beherbergten. Dass die Gonaden interradial liegen, ist keine Schwierigkeit. Die Gonaden mochten in den kurzen und stumpfen Armen liegen, der Endabschnitt ihrer Ausführungsgänge aber interradial nach aussen münden.

Später als die Echinoideen haben sich die Ophiuroidea von der zu den Crinoideen führenden Reihe durch Wiedererwerb der freien Lebensweise abgezweigt. Sie benutzten die freien Arme zur Locomotion und führten die Nahrung direct in den Mund. Die Tentakel wurden nie zu ambulatorischen Füsschen, sondern behielten bloss respiratorische Functionen. Die Nahrungsfurchen schlossen sich röhrenförmig und bildeten die subepithelialen Radiärnerven mit den Epineuralkanälen; zum weiteren Schutze lagerten sich über den sich schliessenden Nahrungsfurchen die radiären Längsreihen von Bauchschildern ab. — Die fast ausschliessliche Verwendung der Arme als Locomotionsorgane bedingte deren schlanke Gestalt, die sie als blosse Anhänge des Körpers erscheinen lässt, und bedingte ferner auch das Zurücktreten der Gonaden in die Scheibe.

Zuletzt haben sich von der Reihe festsitzender, mit Armen ausgestatteter Echinodermen durch Erwerbung der freien Lebensweise abgezweigt die Asteroideen. Sie verwandten ihre Füsschen erstens zur Locomotion und zweitens zum Ergreifen und Festhalten der Beute, die als Bissen direct vom sich ausstülpenden oralen Theil des Darmes umhüllt und durch den Mund in den Magensack befördert wird. Die Nahrungsfurche dient jetzt nicht mehr als solche, sie erhält sich aber als vertiefte Ambulacralfurche, auf deren Boden die Füsschen dicht gedrängt sich erheben und in die sie sich zurückziehen können. Ueber den in die Furche zurückgezogenen Tentakeln neigen sich die die Furche begrenzenden Stacheln schützend zusammen. Tief im Grunde der Furche findet sich in noch epithelialer Lagerung die radiäre Nervenleiste.

Auf dem Boden der vorstehenden Ausführungen muss man erwarten, dass die Ontogenie der Holothurien, die am frühesten die festsitzende Lebensweise aufgegeben haben, die geringsten Reminiscenzen an das phyletische Stadium des festsitzenden Thieres darbiete und dass sich unter Umgehung jener complicirten Verschiebungen, welche die Fixation nach sich zog, die Entwickelung stark vereinfacht habe. Dieser Erwartung entsprechen die Thatsachen, wie der Erwartung, dass noch am ehesten bei den Asteroideen sich ein festsitzendes Stadium ontogenetisch wiederholen könnte, die Thatsachen ebenfalls entsprechen. (Vergl. die Ontogenie von Asterina, vorübergehende Fixation vermittelst des Vorderkörpers, Larvenorgan).

In den vorstehenden phylogenetischen Betrachtungen haben wir vermieden, in das Einzelne einzugehen, und wir haben auch ganz wichtige Fragen, wie diejenigen nach den Beziehungen von Hydroporus und Steinkanal, von Hydrocöl und linkem vorderen Enterocöl etc. etc. nicht berücksichtigt. Sie können nur durch erneute, sowohl ausgedehnte als vertiefte und verfeinerte, Untersuchungen weiter gefördert werden. Bei der Anwendung unserer Gesichtspunkte auf speciellere Fragen der Echinodermenmorphologie müssen wir in der Mehrzahl der Fälle erkennen, dass sie zur Erklärung nicht ausreichen, dass sie mit zahlreichen Thatsachen der Ontogenie und Anatomie sich zur Zeit nicht vereinbaren lassen. Die neueren Untersuchungen über Echinodermenmorphologie und tastenden Versuche einer phylogenetischen Erklärung, die ganz neue Gesichtspunkte bringen, berechtigen aber entschieden zu der Hoffnung, dass sich nach und nach manches interessante und wichtige Problem auf diesem Gebiete in befriedigenderer Weise wird lösen lassen.

Uebersicht der wichtigsten Litteratur.

Zusammenfassende Werke. Handbücher. Schriften allgemeineren Inhaltes. Untersuchungen, die sich über alle oder mehrere Klassen erstrecken.

Al. Agassiz. *Palaeontological and embryological development. Adress before the American Association for the Advancement of Science. Boston Meeting. Cambridge* 1880. *Auch in: Annals of Nat. History* (5). *vol.* 6.

E. Baudelot. *Contributions à l'histoire du système nerveux des Echinodermes. Arch. de Zool. exp.* 1. *ser. vol. I.* 1872.

P. H. Carpenter. *Mehrere wichtige Abhandlungen, hauptsächlich die Morphologie des Skeletsystems betreffend, in den* 70*er und* 80*er Jahren, in verschiedenen englischen Zeitschriften, hauptsächlich im „Quarterly Journal of microsc. Science", und in den „Annals and Magaz. of Nat. History".*

L. Cuénot. *Etudes sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale.* 2. *partie. Invertébrés. Archives Zoologie expérimentale* (2). *Tome* 9. 1891.

Derselbe. Etudes morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biologie (*van Beneden*). *Tome* 11. 1891.

Herb. E. Durham. *On wandering cells in Echinoderms etc. more especially with regard to excretory functions. Quart. Journ. microsc. Science. vol.* 33. 1892.

Johs. Frenzel. *Beiträge zur vergleichenden Physiologie und Histologie der Verdauung. I. Mitth. Der Darmkanal der Echinodermen. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1892. *Physiol. Abth.* 1892.

Greeff. *Ueber den Bau der Echinodermen. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Naturwiss. zu Marburg.* 5 *Abh.* 1871, 1872, 1876, 1879.

O. Hamann. *Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen, in: Zeitschr. f. wiss. Zool.* 46. *Bd.* 1887.

M. M. Hartog. *The true nature of the madreporic system of Echinodermata, with remarks on Nephridia, in: Annals and Mag. of Nat. Hist.* (5). *vol.* 20. 1887.

Herapath. *On the pedicellariae of the Echinodermata. Quart. Journ. microsc. Soc.* 1864.

Carl Jickeli. *Vorläufige Mittheilungen über den Bau der Echinodermen. Zool. Anz. VII. Jahrg.* 1884.

A. Kowalevsky. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane, in: Biol. Centralblatt.* 9. *Bd.* 1889.

H. Ludwig. *Morphologische Studien an Echinodermen. Leipzig* 1877—1882. *Separatabzüge aus der Zeitschr. f. wiss. Zool.*

Derselbe. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 2. *Bd.*, 3. *Abth. Echinodermen. Bis jetzt ist der die Holothurien behandelnde Band vollendet.*

Joh. Müller. *Ueber den Bau der Echinodermen. Berlin* 1854. *Abhandl. Akad. Wissensch. Berlin* 1853.

M. Neumayr. *Morphologische Studien über fossile Echinodermen. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Wien. mathem.-naturw. Cl.* 84. *Bd.* 1. *Abth.* 1881.

Derselbe. Die Stämme des Thierreiches etc. 1888.

E. Perrier. *Recherches sur les pédicellaires et les ambulacres des Astéries et des Oursins. Annales des Sciences natur.* (5). *Tome* 12 *et* 13. 1869—1870.

G. J. Romanes *and* **J. E. Ewart.** *Observations on the locomotor system of Echinodermata. Proceed. Roy. Soc. London. vol.* 32. 1881. *Philos. Transactions London.* 1881. *Part* 3.

C. F. *und* **P. B. Sarasin.** *Ueber die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen, in: Ergebnisse nat. Forschungen Ceylon.* 1. *Bd.* 1888.

R. Semon. *Die Homologien innerhalb des Echinodermenstammes, in: Morph. Jahrbuch.* 15. *Bd.* 1889.

Derselbe. Die Entwickelung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 22. *Bd.* 1888.

W. P. Sladen. *On the homologies of the primary larval plates in the test of Brachiate Echinoderms, in: Quart. Journ. microsc. Science* (2). *vol.* 24. 1884.

Friedr. Tiedemann. *Anatomie der Röhrenholothurie, des pomeranzenfarbigen Seesterns und des Stein-Seeigels. Landshut* 1816.

K. A. Zittel. *Handbuch der Paläontologie.* 1. *Bd. München und Leipzig* 1876—1880.

Systematische Hauptwerke und Schriften, welche speciell die Morphologie des Skeletsystems betreffen. Pedicellarien.

Al. Agassiz. *Revision of the Echini (Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. No.* 7). *Cambridge, Mass.*, 1872—1874.

Derselbe. North American Starfishes (Mem. of the Museum of Comp. Zool. vol. 5. *No.* 1). *Cambridge, Mass.*, 1877.

Derselbe. Report on the Echinoidea, in: Report on the scient. results of the voyage of H. M. S. Challenger. Zool. vol. 3. *Part* 9. 1881.

Derselbe. Report on the Echini (Results of dredging by the Blake XXIV. Part 1), *in: Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. vol.* 10. *No.* 1. *Cambridge, Mass.*, 1883.

F. A. Bather. *British fossil Crinoids. I. Historical introduction. II. The classification of the Inadunata Fistulata. Ann. of Nat. History* (6). *vol.* 5. 1890.

Derselbe. The Crinoidea of Gotland. Part 1. *The Crinoidea inadunata, in: Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bandet* 25. *Stockholm* 1893.

J. F. Brandt. *Prodromus descriptionis animalium ab H. Mertensio in orbis terrarum circumnavigatione observatorum. Fasc.* 1. *Petropoli* 1835.

Leopold von Buch. *Ueber Cystideen. Abhandl. Berl. Akad.* 1844.

P. H. Carpenter. *Report on the Crinoidea. I. The stalked Crinoids. Voyage of the „Challenger". vol.* 11. *Part* 32. *London* 1884. *II. The Comatulae. Ibid. vol.* 26. *Part* 60. 1888.

Derselbe. Eine Reihe wichtiger, hauptsächlich die Morphologie des Skeletsystems betr. Arbeiten aus den 70*er und* 80*er Jahren in den bekannteren englischen Zeitschriften, besonders im „Quart. Journ. of microsc. Science" und in den „Annals and Magazine of Natur. History".*

G. Cotteau. *Echinides. Paléontologie francaise. vol.* 7, 9, 10. *Paris* 1862—1879.

D. C. Danielssen *og* **Joh. Koren.** *Holothurioidea. Norske Nordhavs-Expedition.* 1876—1878. *VI. Christiania* 1882.

E. Desor. *Synopsis des Echinides fossiles. Paris und Wiesbaden* 1858.

F. Dujardin. *Recherches sur la Comatule de la Mediterranée. L'Institut. T.* 3. 1835.

P. M. Duncan. *A revision of the genera and great groups of the Echinoidea, in: Journ. Linn. Soc. London. vol.* 23.

P. Mart. Duncan *and* **W. Percy Sladen.** *A memoir on the Echinodermata of the arctic sea to the west of Greenland. London* 1881.

R. Etheridge jun. *and* **P. H. Carpenter.** *Catalogue of the Blastoidea in the Geological Department of the British Museum (Natural History) with an account of the morphology and systematic position of the group and a revision of the genera and species. London* 1886.

J. W. Fewkes. *On the serial relationship of the ambulacral and adambulacral Calcareous Plates of the Starfishes, in: Proceed. Boston Soc. N. H. vol.* 24. *Primary spines of Echinoderms. ibid.*

Derselbe. On the development of the Calcareous Plates of Asterias, in: Bull. Mus. Harvard Coll. vol. 17. 1888.

Derselbe. On the development of the Calcareous Plates of Amphiura, in: Bull. Mus. Comp. Zool. 1887. *vol.* 13. *No.* 4.

Alex. Foettinger. *Sur la structure des pédicellaires gemmiformes d'Echinides. Arch. de Biol. vol.* 2. 1881.

Ed. Forbes. *A history of British Starfishes and other animals of the class Echinodermata. London* 1841.

E. Fraas. *Die Asterien des weissen Jura von Schwaben und Franken, mit Untersuchungen über die Structur der Echinodermen und das Kalkgerüst der Asterien, in: Palaeontogr.* 32. *Bd.* 1886.

Wilhelm Giesbrecht. *Der feinere Bau der Seeigelzähne. Morph. Jahrbuch.* 6. *Bd.* 1880.

J. E. Gray. *Synopsis of the species of Starfishes in the British Museum. London* 1866.

G. Hambach. *Contributions to the anatomy of the genus Pentremites, with description of new species. Trans. of the Acad. of Science of St. Louis. vol.* 4. *No.* 1. 1880.

Clem. Hartlaub. *Beitrag zur Kenntniss der Comatulidenfauna des Indischen Archipels. Mit* 5 *Taf. Halle und Leipzig, W. Engelmann,* 1891. *Nova Acta Leop.-Carol. Acad. d. Naturf.* 58. *Bd. No.* 1.

C. Heller. *Die Zoophyten und Echinodermen des Adriatischen Meeres. Wien* 1868.

K. Lampert. *Die Seewalzen. Reisen im Archipel der Philippinen von Dr. C. Semper.* 2. *Th. Wiss. Resultate.* 4. *Bd.* 3. *Abth. Wiesbaden* 1885.

A. Ljungman. *Ophiuridea viventia huc usque cognita. Stockholm* 1867.

P. de Loriol. *Echinologie helvétique. I, II, III. Genf* 1868—1875.

Derselbe. Monographie des Crinoides fossiles de la Suisse. Genf 1877—1879.

Derselbe. Paléontologie française. Terrain jurassique. Tome 11. *Crinoides.* 1. *Partie* 1882—1884. 2. *Partie* 1884—1889.

S. Lovén. *Etudes sur les Echinoidées. Stockholm* 1874. *Svensk. Vetensk. Akad.* 11. *Bd.*

Derselbe. On Pourtalesia, a genus of Echinoidea. Svensk. Akad. Handl. 19. *Bd.* 1884.

Derselbe. Echinologica, in: Bihang till K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. XVIII. 4. *Bd.* 1892.

Chr. Fr. Lütken. *Additamenta ad historiam Ophiuridarum. Kopenhagen* 1858—1869.

Hubert Ludwig. *Trichaster elegans. Zeitschr. f. wissensch. Zool.* 31. *Bd.* 1878.

Derselbe. Zur Kenntniss der Gattung Brisinga. Ibid.

Derselbe. Das Mundskelet der Asterien und Ophiuren. Ibid. 32. *Bd.* 1879.

Derselbe. Ueber den primären Steinkanal der Crinoideen nebst vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Ibid. 34. *Bd.* 1880.

Derselbe. Zur Entwickelungsgeschichte des Ophiurenskeletes. Ibid. 36. *Bd.* 1882.

Derselbe. Ophiopteron elegans, eine neue, wahrscheinlich schwimmende Ophiuridenform. Ibid. 47. *Bd.* 1888.

Derselbe. Ankyroderma musculus (Riss.), eine Molpadiide des Mittelmeeres, nebst Bemerkungen zur Phylogenie und Systematik der Holothurien. Ibid. 51. *Bd.* 1891.

Derselbe. Vorläufiger Bericht über die auf den Tiefsee-Fahrten des „Albatross" (Frühling 1891) *im östlichen Stillen Ocean erbeuteten Holothurien. Zool. Anz.* 16. *Jahrg.* 1893.

Th. Lyman. *Ophiuridae and Astrophytidae. Illustr. Catalogue of the Museum of Comp. Zool. Harvard College. I. Cambridge, Mass.,* 1865.

Derselbe. Report on the Ophiuridea, in: Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. „Challenger". vol. 5. *Part* 14. *London* 1882.

Meyer. *Ueber die Laterne des Aristoteles. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1849.

J. S. Miller. *A natural history of the Crinoidea or lily-shaped animals. Bristol* 1821.

Joh. Müller. *Ueber den Bau des Pentacrinus caput Medusae. Abhandl. d. Akad. d. Wissensch. Berlin* 1841.

Derselbe. Ueber die Gattung Comatula Lam. und ihre Arten. Abhandl. d. Akad. d. Wissensch. Berlin 1847.

Joh. Müller *und* **Fr. H. Troschel.** *System der Asteriden. Braunschweig* 1842.

Edm. Perrier. *Observations sur les relations qui existent entre les dispositions des pores ambulacraires à l'extérieur et à l'intérieur du test des Echinides réguliers. Nouv. Arch. Muséum. Tome* 5. 1869.

Derselbe. Recherches sur les pédicellaires et les ambulacres des Astéries et des Oursins. Annales des Sciences natur. (5). *vol.* 12 *et* 13. 1869—1870.

Derselbe. Révision de la collection de Stellérides du Muséum d'histoire naturelle de Paris. Paris 1875—1876.

Derselbe. Mémoire sur les étoiles de mer, recueillies dans la mer des Antilles et le golfe du Mexique. Paris 1884.

H. Prouho. *Recherches sur le Dorocidaris papillata et quelques autres Echinides de la mediterranée. Arch. de Zool. expér.* (2). *Tome* 5. 1887—1888.

F. A. Quenstedt. *Petrefactenkunde Deutschlands.* 3. *Bd. Echiniden. Leipzig* 1872—1875.

Ferd. Römer. *Monographie der fossilen Crinoideenfamilie der Blastoideen. Arch. f. Naturgeschichte.* 1851.

G. O. Sars. *Mémoire pour servir à la connaissance des Crinoides vivants. Christiania* 1868.

Derselbe. Researches on the structure etc. of the genus Brisinga. Christiania 1875.

M. Sars. *Bidrag til Kundskaben om Middelhavets Littoral-Fauna. Christiania* 1857.

Derselbe. Oversigt of Norges Echinodermer. Christiania 1861.

E. Selenka. *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. Zeitschr. f. wissensch. Zool.* 17. *u.* 18. *Bd.* 1867, 1868.

C. Semper. *Reisen im Archipel der Philippinen.* 1. *Bd. Holothurien. Leipzig* 1868.

W. P. Sladen. *On a remarcable form of Pedicellaria, and the functions performed thereby etc., in: Annals and Mag. of Nat. History* (5). *vol.* 5. 1880.

Derselbe. On the homologies of the primary lavral plates in the test of Brachiate Echinoderms, in: Quart. Journ. micr. Sc. (2). *vol.* 24. 1884.

Derselbe. Report upon the Asteroidea collected by H. M. S. Challenger, in: Rep. Chall. Exped. vol. 30. *Part* 51. 1889.

Hj. Théel. *Report on the Holothurioidea collected during the voyage of the Challenger. Part* 1, *in: Report Scientif. Results Challenger Exp. Zool. vol.* 4. *Part* 13. 1882. *Part* 2. *vol.* 14. *Part* 39. 1885.

Volborth. *Ueber Achradocystites und Cystoblastus, zwei neue Crinoiden-Gattungen. Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg.* 1870. *Tome* 16. *No.* 2.

C. Viguier. *Anatomie comparée du squelette des Stellérides, in: Arch. Zool. expérim. Tome* 7. 1879.

Ch. Wachsmuth *and* **F. Springer.** *Revision of the Palaeocrinoidea. Proceed. Acad. Nat. Sc. of Philadelphia.* 1879. 1881. 1885.

Dieselben. 1) *Discovery of the ventral structure of Taxocrinus and Haplocrinus, and consequent modifications in the classification of the Crinoidea, in: Proceed. Acad. Nat. Science Philadelphia.* 1889.

Dieselben. 2) *Crotalocrinus: its structure and zoological position. Ibid.*

Dieselben. The perisomic plates of the Crinoids, in: Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. 1890.

Th. Wright. *Monograph of the British fossil Echinodermata of the oolithic formation. London* 1857—1880.

Derselbe. Monograph of the British fossil Echinodermata of the cretaceous formation. London 1864—1882.

K. A. Zittel. *Handbuch der Paläontologie.* 1. *Bd.* 1876—1880.

Anatomische Monographien.

Al. Agassiz. *Revision of the Echini. Mus. Compar. Anatomy Harvard Coll. vol.* 7. 1872.

Derselbe. North American Starfishes (Mem. of the Mus. of Comp. Zool. vol. 5. *No.* 1). *Cambridge, Mass.,* 1877.

Derselbe. Report on the Echinoidea (Voyage of the Challenger. vol. 3. *Part* 9). *London* 1881. *(Enthält auch Anatomisches.)*

Nic. Christo Apostolides. *Anatomie et développement des Ophiures, in: Arch. Zool. expér. génér. vol.* 10. 1882.

Alb. Baur. *Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Acta Acad. Leop.-Carol. nat. curios.* 1864.

P. H. Carpenter. *Report upon the* *Crinoidea* *cellected during the voyage of M. H. S. Challenger during the years* 1873—76. *Part* 1. *General Morphology, with descriptions of the* *stalked Crinoids*, *in: Rep. Challenger. vol.* 11. *Part* 32. 1884. *Part* 2. *The* *Comatulae. Ibid. vol.* 26. *Part* 60. 1888. (*Der zweite Theil fast ausschliesslich systematisch descriptiv.*)

William B. Carpenter. *Researches on the structure, physiology and development of* *Antedon rosaceus. Philos. Transactions. vol.* 156. 1866. *Addendum, in: Ann. and Magaz. Nat. History.* 1876.

L. Cuénot. *Contribution à l'étude anatomique des* *Astérides*, *in: Arch. Zool. expérim.* (2). *Tome* 5 *bis* 1888.

Derselbe. Etudes anatomiques et morphologiques sur les *Ophiures. Arch. Zool. expér.* (2). *Tome* 6. 1888.

D. C. Danielssen *og* **J. Koren.** *Holothurioidea fra den Norske Nordhavsexpediton* 1876 —1878. *Christiania* 1882.

Frédéricq. *Contributions à l' étude des* *Echinides. Arch. de Zool. expériment. Tome* 5. 1876.

O. Haman. *Beiträge zur Histologie der Echinodermen.* 1. *Heft. Die* *Holothurien. Jena* 1884. 2. *Heft. Die* *Asteriden. Jena* 1885. 3. *Heft. Anatomie und Histologie der* *Echiniden und Spatangiden. Jena* 1887. 4. *Heft. Anatomie und Histologie der* *Ophiuren und Crinoiden. Jena* 1889. (*Separat aus d. Jenaischen Zeitschr. f. Naturwiss.*)

Derselbe. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. 1. *Die* *Holothurien* (*Pedata*) *und das Nervensystem der* *Asteriden*, *in: Zeitschr. f. wiss. Zool.* 39. *Bd.* 1883.

É. Hérouard. *Recherches sur les* *Holothuries* *des côtes de France, in: Arch. Zool. expér.* (2). *Tome* 7. 1889.

C. F. Heusinger. *Anatomische Untersuchung der* *Comatula mediterranea. Zeitschr. f. organische Physik. T.* 3. 1828.

C. K. Hoffmann. *Zur Anatomie der* *Echinen und Spatangen. Niederl. Arch. Zool.* 1. *Bd.* 1871.

Derselbe. Zur Anatomie der *Asteriden. Niederl. Arch. f. Zool.* 2. *Bd.* 1874.

G. F. Jaeger. *De* *Holothuriis. Diss. inaug. Zürich* 1833.

Et. Jourdan. *Recherches sur l' histologie des* *Holothuries. Ann. Mus. H. N. Marseille. Tome* 1. 1883.

R. Köhler. *Recherches sur les* *Echinides* *des côtes de Provence, in: Ann. Mus. H. N. Marseille. Tome* 1. 1883.

W. Lange. *Beitrag zur Anatomie und Histologie der* *Asterien und Ophiuren. Morph. Jahrbuch.* 2. *Bd.* 1876.

Leydig. *Anatomische Notizen über* *Synapta digitata. Müller's Arch.* 1852.

Lovén. *Etudes sur les* *Echinoides. Svensk. Vetensk. Akad.* 11. *Bd.* 1874.

H. Ludwig. *Beiträge zur Kenntniss der* *Holothurien. Arbeit. d. Zool. Inst. Würzburg.* 2. *Bd.* 1874.

Derselbe. Beiträge zur Anatomie der *Crinoideen. Leipzig* 1877. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 26. *Bd.* 1877. 28. *Bd.* 1877.

Derselbe. Zur Anatomie des *Rhizocrinus lofotensis. Ibid.* 29. *Bd.* 1877.

Derselbe. Ueber *Rhopalodina lageniformin. Ibid.* 1877.

Derselbe. Beiträge zur Anatomie der *Asteriden. Ibid.* 30. *Bd.* 1878.

Derselbe. Ueber *Asthenosoma varium* *Grube und über ein neues Organ bei den* *Cidariden. Ibid.* 34. *Bd.* 1880. *Berichtigung im Zool. Anz.* 3. *Jahrg.*

Derselbe. Ueber den primären Steinkanal der *Crinoiden* *nebst vergl.-anatomischen Bemerkungen über die Echinodermen überhaupt. Ibid.* 34. *Bd.* 1880.

Derselbe. Neue Beiträge zur Anatomie der *Ophiuren. Ibid.* 34. *Bd.* 1880.

Derselbe. Nochmals die *Rhophalodina lageniformis. Ibid.* 48. *Bd.* 1889.

Derselbe. Die *Seewalzen. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs.* 2. *Bd.* 3. *Abth. Echinodermata. I. Buch. Leipzig* 1889—1892.

Hub. Ludwig *und* **Ph. Barthels.** *Beiträge zur Anatomie der* *Holothurien. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 54. *Bd.* 1892.

Th. Lymann. *Report on the* *Ophiuridea. Voyage of H. M. S. Challenger, Zool. vol.* 15. *Part* 14. *London* 1882.

J. Müller. *Ueber den Bau von* *Pentacrinus caput Medusae. Abhandl. d. Akad. d. Wissensch. Berlin* 1841.

Derselbe. Ueber *Synapta digitata* *und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin* 1852.

E. Perrier. *Mémoire sur l' organisation et le développement de la* *Comatule* *de la Méditerranée* (*Antedon rosacea Linck*), *in: Nouv. Archives Mus. Paris* 1886—1892.

Derselbe. Recherches sur l' anatomie et la régénération des bras de la *Comatula rosacea. Arch. Zool. expér. t. II.* 1872.

H. Prouho. *Recherches sur le Dorocidaris papillata et quelques autres Echinides de la Méditerranée, in: Arch. de Zool. expér.* (2). *Tome* 5. 1888.

A. de Quatrefages. *Mémoire sur le Synapte de Duvernoy. Ann. Sc. natur.* 2 *série. Tome* 14. 1842.

C. Semper. *Kurze anatomische Bemerkungen über Comatula. Arbeit. Zool. Inst. Würzburg.* 1. *Bd.* 1874.

C. F. *und* P. B. Sarasin. *Ueber die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen, in: Ergebnisse Nat. Forschungen Ceylon.* 1. *Bd.* 1888.

G. O. Sars. *Researches on the structure etc. of the genus Brisinga. Christiania* 1875.

Derselbe. Mémoire pour servir à la connaissance des Crinoïdes vivants. Christiania 1868.

Selenka. *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 17. *und* 18. *Bd.* 1867. 1868.

R. Semon. *Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeers, in: Mitth. Zool. Stat. in Neapel.* 7. *Bd.* 1887.

von Siebold. *Zur Anatomie der Seesterne. Müller's Archiv.* 1866.

H. Simroth. *Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 27. *u.* 28. *Bd.* 1877.

Reinhold Teuscher. *Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. I. Comatula mediterranea. Jenaische Zeitschr.* 10. *Bd.* 1876.

Friedr. Tiedemann. *Anatomie der Röhrenholothurie, des pomeranzenfarbigen Seesterns und des Stein-Seeigels. Landshut* 1816.

Hj. Théel. *Report on the Holothurioidea. Voyage of H. M. S. Challenger. Zoology. Part* 1. *vol.* 6. *Part* 13. 1882. *Part* 2. *vol.* 14. *Part* 39. 1885.

J. V. Thompson. *Sur le Pentacrinus europaeus, l'état de jeunesse du genre Comatula. L'Institut.* 1835.

G. Valentin. *Anatomie du genre Echinus. Neuchâtel* 1841. (*Monographies d'Echinodermes, par L. Agassiz*).

Alex. Weinberg. *Die Morphologie der lebenden Crinoiden mit Beziehung auf die Form Antedon rosacea Linck, in: Naturhistoriker.* 5. *Jahrg.* 1883.

Schriften über einzelne Organe oder Organsysteme.

H. Ayers. *On the structure and function of the Sphaeridia of the Echinoidea. Quart. Journ. Micr. Science* (2). *vol.* 26.

E. W. Mc Bride. *The development of the genital organs, ovoid gland, axial and aboral sinusses in Amphiura squamata, together with some remarks on Ludwig's Haemal System in this Ophiurid. Quart. Journ. Micr. Science. vol.* 34. 1893.

Derselbe. The devolopment of the dorsal organs, genital rachis and genital organs in Asterina gibbosa. Zool. Anz. 16. *Jahrg.* 1893.

E. Baudelot. *Contributions à l'histoire du système nerveux des Echinodermes. Arch. de Zool. exp.* 1872.

W. B. Carpenter. *On the nervous system of Crinoidea. Proceed. Roy. Soc. London. vol.* 37. 1884.

L. Cuénot. *Etudes sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale.* 2. *partie. Invertébrés. Arch. Zool. exp.* (2). *Tome* 9. 1891.

E. Haeckel. *Ueber die Augen und Nerven der Seesterne. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 10. *Bd.* 1860.

Otto Hamann. *Beiträge zur Histologie der Echinodermen.* 1. *Die Holothurien* (*Pedata*) *und das Nervensystem der Asteriden. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 39. *Bd.* 1883. 2. *Mitth.* 1. *Nervensystem der pedaten Holothurien.* 2. *Cuvier'sche Organe.* 3. *Nervensystem und Sinnesorgane der Apoden. Ibid.*

R. Köhler. *Recherches sur l'appareil circulatoire des Ophiures. Ann. Sc. nat.* (7). *Tome* 2. 1887.

F. Leipoldt. *Das angebliche Excretionsorgan der Seeigel, untersucht an Sphaerechinus granularis und Dorocidaris papillata. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 55. *Bd.* 1893.

Theodore Lyman. *The stomach and genital organs of Astrophytidae, in: Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. vol.* 8. *No.* 6. *Cambridge, Mass.*, 1891.

A. M. Marshall. *On the nervous system of Antedon rosaceus, in: Quart. Journ. Micr. Science* (2). *vol.* 24. 1884.

C. Mettenheimer. *Ueber die Gesichtsorgane des violetten Seesterns. Müller's Arch.* 1872.

E. A. Minchin. *Notes on the Cuvierian organs of Holothuria nigra. Ann. and Mag. Nat. History* (6). *vol.* 10. 1892.

J. Niemiec. *Recherches sur les ventouses dans le règne animal. Recueil Zool. Suisse. Tome* 2. *Encore ua mot etc. Ibid.* 1885.

Owsjanikoff. *Ueber das Nervensystem der Seesterne. Bull. Acad. St. Pétersbourg.* 1870. *T.* 15.

1. Minns, D. A. 1912. Q. J. M. Sc. 57: 301 – Cuvierian org.

Ed. Perrier. *Recherches sur les pédicellaires et les ambulacres des Astéries et des Oursins. Ann. des Sciences natur.* (5). 12. *u.* 13. *Bd.* 1869—1870.

Derselbe. Recherches sur l'appareil circulatoire des Oursins. Arch. de Zool. expér. Tome 4. 1875.

G. J. Romanes *and* **J. C. Ewart.** *Observations on the locomotor system of Echinodermata. Philos. Transact. London. Part* 3. 1881.

A. Russo. *Ricerche citologiche sugli elementi seminali delle Ophiureae (spermatogenesi—oogenesi) Morfologia dell' apparecchio riproduttore. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Phys.* 8. *Bd.* 8. *Heft.*

C. F. *und* **P. B. Sarasin.** *Die Augen und das Intugement der Diadematiden, in: Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon in d. Jahren* 1884—1886. 1. *Bd.* 1887.

Rich. Semon. *Das Nervensystem der Holothurien, in: Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* 16. *Bd.* 1883.

H. S. Wilson. *The nervous system of the Asteridae. Transact. Linnean Society. vol.* 23. 1860.

Ontogenie.

A. Agassiz. *North American Starfishes* 1864. *Mem. of the Museum of Comp. Zool. Harvard College. vol.* 5. 1877.

Derselbe. Revision of the Echini. Illustr. Catalogue of the Museum of Comp. Zool. Harvard College. 1872—1874.

Nic. Christo Apostolides. *Anatomie et développement des Ophiures, in: Arch. Zool. expér. génér. T.* 10. 1882.

J. Barrois. *Recherches sur le développement de la Comatule (C. mediterranea) in: Recueil Zool. Suisse. Tome* 4. 1888.

E. W. Mac Bride. *The Development of the genital organs, ovoid gland, axial and aboral sinusses in Amphiura squamata, together with some remarks on Ludwig's Haemal System in this Ophiurid. Quart. Journal. Microsc. Science. vol.* 34. *Part* 2. 1893.

Derselbe. The development of the dorsal organ, genital rachis and genital organs in Asterina gibbosa. Zool. Anz. 16. *Jahrg.* 1893.

H. Bury. *The early stages in the development of Antedon rosacea, in: Philos. Transactions. vol.* 179. 1889.

Derselbe. Studies in the embryology of the Echinoderms, in: Quart. Journal Micr. Sc. (2). *vol.* 29. 1889.

P. H. Carpenter. *On some points in the anatomy of larval Comatula, Quart. Journ. Micr. Sc.* (2). *vol.* 24. 1884.

Derselbe. Notes on Echinoderm morphology. No. 11. *On the development of the apical plates in Amphiura squamata. Quart. Journal Micr. Sc.* (2). *vol.* 28. 1888.

William B. Carpenter. *Researches on the structure, physiology and development of Antedon rosaceus. Philos. Transact. vol.* 156. 1866. *Addendum. Ann. and Magaz. Nat. Heit.* 1876.

J. W. Fewkes. *On the development of calcareous plates of Amphiura. Bull. of the Museum of Comp. Zool. of Harvard College. vol.* 13. 1887.

A. Fleischmann. *Die Entwickelung des Eies von Echinocardium cordatum. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 46 *Bd.* 1888.

Geo. W. Field. *The larva of Asterias vulgaris. Quart. Journ. of Micr. Sc. vol.* 34. *Part* 2. 1892.

Alexander Goette. *Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Comatula mediterranea. Arch. f. mikr. Anatomie. Tome* 12. 1876.

E. Korschelt. *Zur Bildung des mittleren Keimblatts bei den Echinodermen, in: Zool. Jahrb. Abth. Morph.* 3. *Bd.* 1889.

Kowalevsky. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Holothurien. Mém. de l'Acad. Impér. de St. Pétersbourg. Sér.* 7. *Tome* 11. 1867.

H. Ludwig. *Zur Entwickelungsgeschichte des Ophiurenskeletes. Zeitschr. f. wiss. Zool.* 36. *Bd.* 1881.

Derselbe. Entwickelungsgeschichte der Asterina gibbosa Forbes, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. *Bd. Auch in: Morph. Studien an Echinodermen.* 2. *Bd.* 2. *Heft.* 1882.

Derselbe. Zur Entwickelungsgeschichte der Holothurien. Sitzber. K. Preuss. Acad. d. Wiss. 1891. *X. XXXII.*

E. Metschnikoff. *Studien über die Entwickelung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. Acad. St. Pétersbourg. T.* 14. 1869.

Derselbe. Entwickelung von Comatula. Bull. Acad. St. Pétersbourg. T. 15. 1871.

Derselbe. Vergleichend-embryologische Studien. 5. *Ueber die Bildung der Wanderzellen bei Asterien und Echiniden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool.* 42. *Bd.* 1885.

Joh. Müller. *Klassische Abhandlungen über die Larvenformen der Echinodermen und ihre Metamorphose. Abhandlungen d. Königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin.* 1848. 1849. 1850. 1852. 1853. 1855.

Edm. Perrier. *Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule de la Méditerranée, in: Nouv. Arch. du Mus. Hist. nat. Paris.* 1886—1892.

A. Russo. *Mehrere Abhandlungen in Neapolitaner Zeitschriften.* 1891. 1892.

Oswald Seeliger. *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Crinoiden (Antedon rosacea), in: Zool. Jahrb. v. Spengel. Abth. f. Anat. u. Ont. 6. Band. Jena* 1892.

Emil Selenka. *Die Keimblätter der Echinodermen, in: Studien üb. d. Entwickelungsgesch. d. Thiere. 2. Heft.* 1883.

Derselbe. Zur Entwickelung der Holothurien. Ein Beitrag zur Keimblättertheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool. 27. Bd. 1876.

R. Semon. *Die Entwickelung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen, in: Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 22. Bd.* 1888.

Derselbe. Zur Morphologie der bilateralen Wimperschnüre der Echinodermenlarven. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss. 25. Bd. 1891.

C. Wyville Thomson. *On the embryology of the Echinodermata. Nat. History Review.* 1863. 1864.

Derselbe. On the embryogeny of Antedon rosaceus. Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. London. vol. 153. 1865.

Hjalmar Théel. *On the development of Echinocyamus pusillus (O. F. Müller). Upsala* 1892. [*Nova Acta Soc. Reg. Sc. Nov. ser.*]

Phylogenie.

Vergleiche ausser den vorstehend schon citirten Abhandlungen und Werken von **Al. Agassiz, P. H. Carpenter, Cuénot, Haeckel, Ludwig, Neumayr, Perrier, Sarasin, Seeliger, Semon,** *insbesondere auch* **O. Bütschli,** *Versuch der Ableitung des Echinoderms aus einer bilateralen Urform, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. 53. Bd. Suppl.* 1892.

IX. KAPITEL.

Die Enteropneusten.

Bilateral-symmetrische, wurmförmig langgestreckte Thiere mit weicher Haut. Der Körper zerfällt in 1) eine präorale Eichel, 2) eine kurze Kragenregion, 3) eine langgestreckte Rumpfregion. Der weite Mund an der Grenze zwischen Eichel und Kragen. After terminal. Der gestreckte Darm besteht aus folgenden Abschnitten: auf den Mund folgt die den Kragen durchziehende Mundhöhle, welche nach vorn in die Eichel ein Divertikel entsendet. Die Mundhöhle führt in einen Kiemendarm, der durch zahlreiche Paare aufeinanderfolgender Kiementaschen mit der Aussenwelt communicirt. Vermittelst eines Zwischenstückes geht der Kiemendarm in den oft mit zwei Längsreihen von Leberausstülpungen versehenen Leberdarm über, dieser in einen ausführenden Darm, welcher schliesslich durch den After nach aussen mündet.

Ein unpaares Eichelcölom, welches an der Basis der Eichel durch eine (und dann linksseitige) oder durch zwei (und dann symmetrisch gestellte) Eichelpforten nach aussen mündet. Ein paariges Kragencölom mit zwei Kragenpforten am hinteren Ende der Region. Ein paariges Rumpfcölom. Haut- und Darmmusculatur von den Cölomwänden gebildet. Nervensystem eine Nervenfaserschicht in der Haut, Verstärkungen dieser Schicht bilden einen mit Ganglienzellen ansgestatteten medio-dorsalen und einen ebensolchen medio-ventralen Nervenstamm im ganzen Rumpfbezirk. Der dorsale setzt sich — unter die Haut versenkt — als Kragensack nach vorn in den Kragen fort. Ein Capillargefässnetz innerhalb aller Grenz- oder Basalmembranen des Körpers. Ein grösserer, contractiler Gefässstamm in der dorsalen Mittellinie des Kragens und Rumpfes, ein ebensolcher in der ventralen Mittellinie des Rumpfes. Im ersteren strömt das Blut von hinten nach vorn, im letzteren von vorn nach hinten. Eine für das Blut propulsatorisch wirkende, dem Gefässsystem jedoch nicht angehörige „Herzblase“ in der Eichel über dem Eicheldivertikel des Darmes.

Die Enteropneusten sind getrennt geschlechtlich. Die Gonaden sind Schläuche oder Säcke, welche, in Längsreihen angeordnet, in der vorderen Rumpfregion (in der hinteren Kiemengegend und hinter dieser)

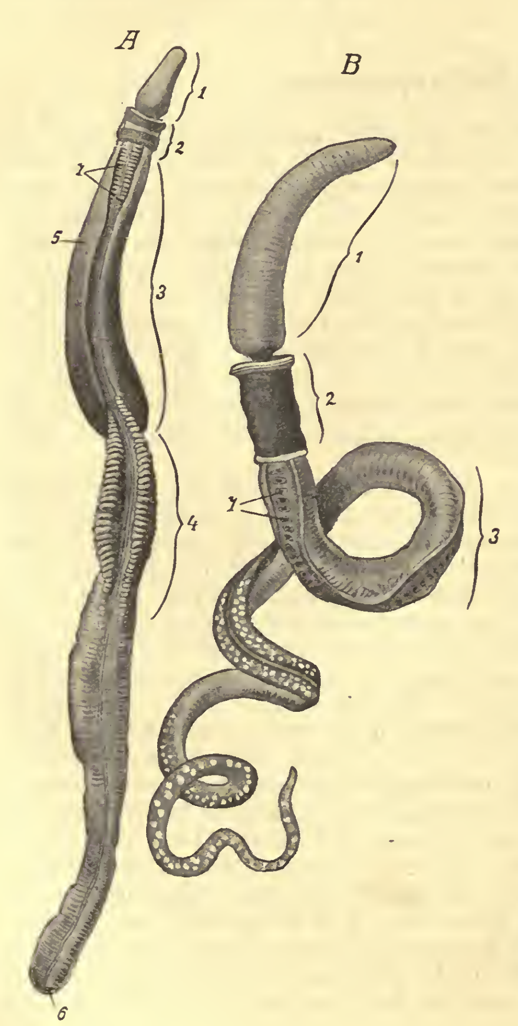
liegen und durch dorsale Geschlechtsöffnungen ausmünden. Keine Copulationsorgane. Geschlechtliche Fortpflanzung. Entwickelung mit Metamorphose (Tornarialarve) oder mit abgekürzter Metamorphose.

Sand- oder schlammbewohnende Meeresthiere. Vier Gattungen: Ptychodera, Glandiceps, Schizocardium, Balanoglossus.

I. Aeussere Organisation (Fig. 836 A, B).

Wir unterscheiden am wurmförmigen, cylindrisch-langgestreckten Körper 3 Hauptregionen, die innerlich 3 aufeinander folgenden Cölomabschnitten entsprechen, die Eichel- oder Rüsselregion, die Kragenregion und die Rumpfregion. Die beiden ersteren sind, verglichen mit dem langen Rumpf, kurz.

A. Die Eichel ist durch ihren Namen genügend gekennzeichnet. Sie ist contractil und schwellbar und stellt den Hauptbohrapparat bei der limicolen Lebensweise dar.



B. Mit dem zweiten Abschnitt, dem Kragen, ist die Eichel durch einen kurzen Stiel oder Hals verbunden.

Der Kragen wulstet sich um den Eichelhals herum etwas nach vorn vor, so dass die Vorderwand des Kragens den Hals der Eichel etwa wie ein Stehkragen umgiebt. Der Hals verbindet sich mit dem Rücken des Kragens. Zwischen dem Eichelhals und der ventralen Kragenwand klafft die weite. unbewehrte Mundöffnung, welche in die den Kragen durchziehende Mundhöhle führt. Die Eichel ist also ein präoraler Körperabschnitt. Gegen den Rumpf ist der Kragen durch eine bald tiefe, bald flache Ringfurche abgesetzt, über welche er etwas nach hinten vorgewulstet sein kann. Dicht vor seiner hinteren Grenze verläuft auf dem Kragen selbst eine Ringfurche.

Fig 836. *A* **Ptychodera minuta** ♀, von der Dorsalseite; *B* **Balanoglossus Kowalevskii.** Nach Zeichnungen von PETERS und MINOT aus SPENGEL's Monographie. 1 Eichel, 2 Kragen, 3 Branchiogenitalregion, 4 Leberregion, 5 Genitalflügel, 6 Anus, 7 Kiemenporen.

C. Am langgestreckten Rumpf kann man bei Ptychodera und Schizocardium 3 Regionen unterscheiden, die Branchiogenitalregion, die Leberregion und die Abdominalregion.

a) Die Banchiogenitalregion, welche sich an die Kragenregion anschliesst, ist in ihrem vorderen Theil durch die Kiemenporen, in ihrem hinteren Theil durch die Gonadenöffnungen ausgezeichnet. Die Gonaden können sich aber vorn auch eine Strecke weit in die Kiemengegend, hinten in die Leberregion hinein erstrecken. Die Kiemenporen finden sich auf der Dorsalseite und sind in zwei Längsreihen, oder, wenn sie klein und rundlich sind, in zwei bald tieferen, bald flacheren, hinten convergirenden Längsfurchen angeordnet. Sie können die Gestalt quergestellter Spalten annehmen.

Die Gattung Ptychodera ist dadurch ausgezeichnet, dass der Körper jederseits zur Aufnahme der Gonaden eine Längsfalte oder Längsleiste bildet. Diese beiden Genitalflügel (Fig. 836 A) können, wenn sie gut ausgebildet sind, über dem Rücken zusammenneigen und so auf der Rückenseite der Kiemengegend einen Kiemenvorraum bilden.

b) Die Leberregion lässt sich als besondere Region nur bei Ptychodera (Fig. 836 A) und Schizocardium unterscheiden. Sie ist hier ausgezeichnet durch zwei dorsale Längsreihen von braun oder grün gefärbten vorragenden Lebersäckchen. Auch da, wo sie nicht in zwei Längsreihen angeordnet zu sein scheinen, lässt sich nachweisen, dass ihre Insertion am Körper doch in zwei Längsreihen erfolgt, dass sie aber mit ihrem angeschwollenen Theile nicht hinter einander Platz finden und dass deshalb viele von ihnen unregelmässig nach rechts und links hinausgequetscht werden. Immer aber bleibt ein mediodorsaler Streifen der Leberregion unbedeckt.

c) Die cylindrische, zartwandige Abdominalregion verjüngt sich meist ganz allmählich nach hinten bis zu dem terminalen After.

II. Das Körperepithel.

Der Körper ist überall von einem dicken, wimpernden Epithel überzogen, in welchem wir, abgesehen von den nervösen Elementen, indifferente Epithelzellen und Drüsenzellen unterscheiden können. Die letzteren haben immer eine epitheliale Lage. Auf die feinere Structur des Epithels kann übrigens hier nicht eingetreten werden.

III. Das Nervensystem (Fig. 837 und 839).

Wir wollen zunächst die Thatsachen von fundamentaler Bedeutung in den Vordergrund stellen.

Das gesammte Nervensystem, mit einziger Ausnahme eines im Kragen befindlichen Abschnittes, liegt im Körperepithel.

In der Tiefe des gesammten Körperepithels herrscht eine ununterbrochene Nervenfaserschicht, ein zusammenhängendes, dichtes Nervenfasernetz.

Die Haupt- oder Stammtheile des Nervensystems sind nur locale Verstärkungen dieses Nervenfasernetzes, es sind 2 Längsstämme (Markstämme), ein me-

dio-dorsaler und ein medio-ventraler, welche den Rumpf in seiner ganzen Länge durchziehen.

An der Grenze von Kragen und Rumpf verstärkt sich das Nervenfasernetz zu einem Nervenring, durch welchen der dorsale mit dem ventralen Markstamm in verstärkte Verbindung tritt.

Der dorsale Markstamm setzt sich vorn bis an die Eichelbasis fort und theilt sich hier in 2 divergirende, die Eichelbasis ringförmig umfassende Aeste. Doch ist diese ringförmige Verstärkung des epithelialen Nervennetzes undeutlich abgegrenzt.

Es ist der Kragentheil des dorsalen Markstammes, welcher, die äussere epitheliale Lagerung aufgebend, die Leibeshöhle des Kragens über der Mundhöhle der Länge nach durchzieht.

Specielles. In den Verstärkungen des Nervennetzes kommen neben kleineren Ganglienzellen hier und da auch solche von auffallender Grösse, sogenannte riesige Ganglienzellen, besonders im Kragenmark, vor. In der Gegend der Markstränge und Nervenstränge ist das Körperepithel drüsenarm oder drüsenfrei, es erscheint ausserdem über den beiden Marksträngen verdickt. Ferner erscheint die Körperwand diesen Marksträngen entlang, also in der dorsalen und ventralen Mittellinie, eingesenkt, besonders in der ventralen Mittellinie.

Das Kragenmark, das noch am ehesten als Centraltheil des Nervensystems angesehen werden kann, verläuft im sogenannten Rückenstrang des Kragens. Dieser liegt in der Mediane über dem Pharynx im Kragencölom und besteht aus verschiedenen Theilen, nämlich aus zwei Perihämalschläuchen, welche den dorsalen Blutgefässstamm des Kragens zwischen sich fassen, und eben dem Kragenmark, welches diesen Theilen aufliegt oder in einer von ihnen gebildeten Rinne liegt. Das Kragenmark stellt einen dick bandförmigen bis cylindrischen Körper dar, welcher in seinem dorsalen Theile aus (nicht nervösen, wahrscheinlich drüsigen) Zellen, in seinem ventralen (dem Darme zugekehrten) Theile aus Nervengewebe besteht, welches eine directe Fortsetzung des dorsalen Nervenmarkstammes des Rumpfes ist und vorn, am vorderen Ende der Kragenregion, einerseits übergeht in das epitheliale Nervengewebe des Eichelhalses, anderseits in das epitheliale Nervengewebe des diesen Hals umgebenden Ringwulstes des Kragens.

Das Kragenmark steht bei der Gattung Ptychodera mit dem Körperepithel der dorsalen Leibeswand in der Medianebene durch eine wechselnde Anzahl von Epithelröhren, sogenannten Wurzeln des Kragenmarkes, in Verbindung. Ueber diese ist noch Folgendes zu bemerken. Nur die vorderste (oder die vordersten) ist wirklich hohl, mit einem Axenkanal im Innern. Die hinteren sind solide Epithelstränge. Eine äussere Mündung des Axenkanals wurde nie beobachtet, wohl aber der Uebergang des Wurzelgewebes in das Körperepithel und die Unterbrechung der (sonst unter dem Körperepithel vorhandenen) Grenzmembran an der betreffenden Stelle. An der peripheren äusseren Seite der Wurzeln setzt sich das Nervenfasernetz der Haut in das Nervengewebe des Kragenmarkes fort. Die Wurzeln stehen nur mit der dorsalen Zellenschicht des Kragenmarkes in Verbindung.

Das Kragenmark enthält Hohlräume. Es handelt sich entweder um zahlreiche kleine Markhöhlen, die etwa in zwei Längsreihen ange-

ordnet sind oder um einen continuirlichen centralen Hohlraum, einen Axenkanal (Gattung Ptychodera), welcher sich entweder (bei einer Art) an der vorderen und hinteren Grenze der Kragenregion nach aussen öffnet oder (bei den übrigen daraufhin untersuchten Arten) an diesen Stellen blind endigt.

Die Axenkanäle der (im dorsalen Mesenterium verlaufenden) Wurzeln des Kragenmarkes stehen entweder mit dem Axenkanale desselben oder mit seinen Markhöhlen in Communication.

IV. Sinnesorgane.

Specifische Sinnesorgane haben auch die neuesten genauen Untersuchungen nicht mit Sicherheit nachzuweisen vermocht. Indifferente Sinneszellen mögen über die ganze Haut zerstreut sein. Am hinteren und besonders am hinteren ventralen Theile der Eichel, ferner am vorderen Rande des Kragens zeigt das Körperepithel eine Beschaffenheit, welche im hohen Grade wahrscheinlich macht, dass es ein Sinnesepithel ist. Nur bei einer Art, Balanoglossus canadensis, kommt es an einer dieser Stellen, nämlich an der ventralen Seite der hinteren Eichelwand zur Bildung einer tiefen Epidermisgrube, zur Bildung der einzigen, mit Wahrscheinlichkeit als solches anzusprechenden localisirten Sinnesorganes.

Ueber die Sinnesorgane der freischwimmenden Larve vergl. den Abschnitt „Ontogenie“.

V. Der Darmkanal.

Der Darm durchzieht als ein grosses Epithelrohr, in gewöhnlich durchaus geradem Verlauf, den Körper von der weiten, am vorderen und ventralen Ende des Kragens gelegenen Mundöffnung bis zum terminalen After. Er ist dabei im Allgemeinen durch ein die Leibeshöhle durchsetzendes dorsales und ventrales Mesenterium an der Leibeswand befestigt. In den verschiedenen Regionen des Körpers ist er in besonderer Weise ausgebildet. In allererster Linie ist hervorzuheben, dass er in der Kiemenregion als Kiemendarm entwickelt ist, indem er hier durch zwei Längsreihen von Kiemenkanälen (Kiemenspalten) mit der Aussenwelt communicirt.

A. Auf den Mund folgt die die Kragenregion durchziehende geräumige Mundhöhle mit dicker Epithelwand.

B. An ihrer Decke stülpt sich die Mundhöhle zu einem nach vorn gerichteten Divertikel aus, welches den Eichelhals durchzieht und sich bis in die Eichelbasis hinein erstreckt. Es ist dies das Eicheldivertikel der Mundhöhle (Fig. 837_1), ein präorales Divertikel. Seine Epithelwand ist eine Fortsetzung der Epithelwand der Mundhöhle.

Specielles. Man kann an dem Eicheldivertikel gewöhnlich einen engeren hinteren Hals und einen vorderen Kopf oder Körper unterscheiden. Der Hals erscheint auf dem Querschnitt halbmondförmig, mit der Concavität nach unten. Bei Schizocardium und Glandiceps setzt sich der Kopf nach vorn in einen engen, die Eichelhöhle in fast axialer Lagerung durchziehenden, blind endigenden Kanal, den Wurmfortsatz, fort.

Bei Balanoglossus canadensis fehlt der Hals, und der Kopf des Eicheldivertikels stellt in Folge dessen eine abgeschnürte Blase dar. Die Continuität des Lumens kann bei anderen Arten stellenweise unterbrochen sein.

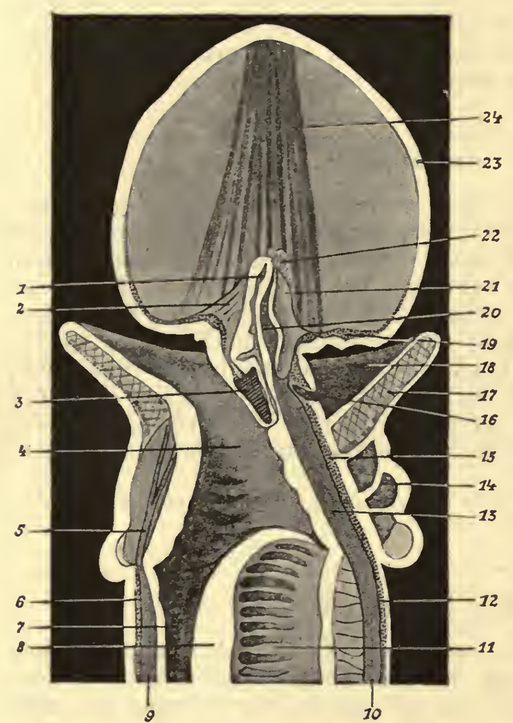


Fig. 837. Ptychodera minuta. Die Eichel-, Kragen- und vorderste Kiemenregion durch einen Medianschnitt halbirt und von der Schnittfläche aus gesehen, schematisirt; nach Spengel. 1 Eicheldivertikel der Mundhöhle, 2 ventrales Eichelseptum, 3 Eichelskelet, 4 Mundhöhle, 5 ventrales Kragengefäss, 6 ventraler Nervenstamm des Rumpfes, 7 Oesophagus, 8 Grenzwulst zwischen Oesophagus und Kiemendarm, 9 ventraler Blutgefässstamm des Rumpfes, 10 dorsaler Blutgefässstamm des Rumpfes, 11 Kiemendarm mit den Kiemenspalten, 12 dorsaler Nervenstamm des Rumpfes, 13 dorsaler Blutgefässstamm des Kragens, 14 Wurzeln des Kragenmarks, 15 Kragenmark, 16 Eichelporus, 17 Kragencölom, von Muskelfasern durchsetzt, 18 vordere Kragenwand, 19 Nervenschicht an der Eichelbasis, 20 centraler Blutgefässraum der Eichel, 21 Herzblase, 22 Eichelglomerulus, 23 Eichelepithel, 24 ein Theil der die Eichelhöhle durchsetzenden Längsmusculatur.

Auf gewissen Schnitten zeigt das Gewebe des Eicheldivertikels, in Sonderheit des Kopfes, bei den meisten Formen ein blasiges Aussehen, welches an das Chordagewebe der Vertebraten erinnert. Es ist denn auch das Eicheldivertikel der Enteropneusten schon als Chorda bezeichnet und mit dem Wirbelthierchorda direct homologisirt worden. Dem gegenüber haben die neueren Untersuchungen eben dargethan, dass das Divertikelgewebe Epithel ist, welches sich in das Darmepithel der Mundhöhle fortsetzt. Dieses Epithel dürfte aus fadenförmigen Zellen bestehen, welche an einer Stelle blasenförmig aufgequollen sind und in diesen Vacuolen wasserklare Flüssigkeit enthalten. Die Vacuolen der benachbarten, aneinander stossenden Epithelzellen finden nicht neben einander, in derselben Höhe des Epithels, Platz. Sie müssen einander ausweichen, und kommen so in sehr verschiedene Höhen des verdickten Epithels zu liegen, das von ihnen dicht durchsetzt erscheint und besonders auf Tangentialschnitten durch die verschiedenen Theile des Eicheldivertikels in Folge dessen ein blasiges Aussehen bekommt.

C. Der Kiemendarm. Am hinteren Ende des Kragens geht die Mundhöhle in den Kiemendarm über, welcher im vorderen Bezirke der Branchiogenitalregion des Körpers liegt.

In diesem Bezirke steht der Darm, wie schon erwähnt, durch

zwei Reihen taschenförmiger Kanäle, über welche Näheres mitgetheilt werden wird, mit der Aussenwelt in Communication.

Die zahlreichen Taschen einer jeden Längsreihe folgen dicht auf einander und platten sich gleichsam gegenseitig ab, so dass ihr Lumen spaltförmig wird, quer im Körper und senkrecht auf dessen Längsaxe steht (vergl. Fig. 838, 839, 840).

An jeder solchen flachen, senkrecht und quergestellten Kiementasche kann man eine innere in den Darm führende Oeffnung, die Kiemenspalte, und eine äussere nach aussen führende Oeffnung, den Kiemenporus, unterscheiden.

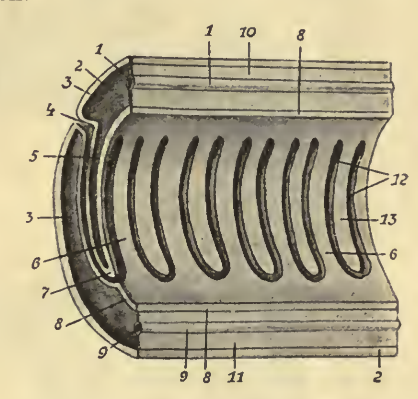


Fig. 838. Stück der Kiemenregion eines Enteropneusten, durch einen Medianschnitt halbirt und von der Schnittfläche gesehen, Schema. 1 Dorsaler Gefässstamm, 2 Körperwand, 3 Rumpfhöhle, 4 Kiemenporus, 5 Fortsetzung der Rumpfhöhle in die Zunge, 6 Kiemenseptum, 7 unterste Spitze der Kiemenzunge, 8 Darmwand, 9 ventraler Gefässstamm, 10 dorsales Mesenterium, 11 ventrales Mesenterium, 12 Kiemenspalte, 13 Kiemenzunge in der Kiemenspalte.

Die innere Oeffnung, die Kiemenspalte, ist so hoch wie die Kiementasche selbst und würde die Gestalt eines sehr langgestreckten, senkrecht stehende O haben, wenn nicht durch die Bildung der Zunge eine Complication gegeben wäre. Die Darmwand ragt nämlich vom oberen Ende der Kiemenspalte in Form eines hohlen Fortsatzes in die Kiemenspalte herunter und verwandelt ihr O in ein sehr langgestrecktes und senkrecht stehendes U (Fig. 838_{12}). Dieser Fortsatz ist die Zunge. Ihr Hohlraum communicirt mit dem Rumpfcölom. Sie hängt entweder frei in die Kiemenspalte herunter (Balanoglossus, Glandiceps), oder sie ist an der Wand der Kiementasche durch Stäbchen oder Sprossen, die sogenannten Synaptikel befestigt, welche die Schenkel der U-förmigen Kiemenspalte quer überbrücken und dieselbe fensterartig abtheilen.

Die Scheidewände zwischen den aufeinander folgenden Kiementaschen heissen Septen, ihr dem Darm zugekehrter Rand Septalkante. Betrachten wir eine Seitenwand des Kiemendarmes von der Darmhöhle aus, so sehen wir, wie Septalkanten und Kiemenzungen regelmässig alterniren. Die Septen sind wie die Zungen hohl. Ihr Hohlraum communicirt mit dem Rumpfcölom. Während aber die Septalkanten sich dorsalwärts und ventralwärts in die Darmwand fortsetzen, thut dies die dem Darme zugekehrte Wand der Zunge, der sogenannte Zungenrücken, selbstverständlich nur dorsalwärts.

Die Epithelwand der Kiementaschen und der Zunge ist bewimpert.

Grosse Verschiedenheiten herrschen mit Bezug auf die Ausdehnung, in welche die Seitenwand des Kiemendarmes durch die Kiemenspalten in dorsoventraler Richtung in Anspruch genommen wird.

Die beiden Seitenreihen lassen unter allen Umständen in der dorsalen Mittellinie nur einen schmalen Darmwandstreifen frei, den Epibranchialstreifen. Ventralwärts erstrecken sich die Kiemenspalten aber nie so weit gegen die Mittellinie vor. Sie lassen hier mindestens einen breiteren Darmwandstreifen frei, den Hypobran-

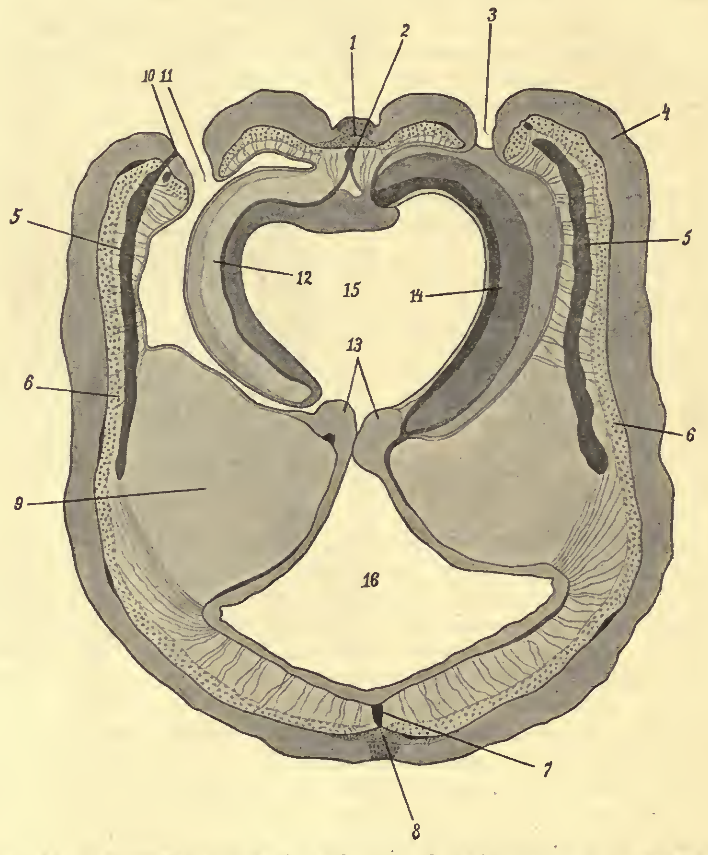


Fig. 839. Ptychodera minuta, Querschnitt durch die Kiemenregion, etwas schematisirt, nach Spengel. 1 Dorsaler Nervenstamm, 2 dorsaler Blutgefässstamm, 3 Kiemenfurche, 4 Körperepithel, 5 Gonade, 6 Längsmuskelschicht der Haut, 7 ventraler Blutgefässstamm, 8 ventraler Nervenstamm, 9 Rumpfcölom, 10 Gonadenporus, 11 Kiemenporus, 12 Kiemenzunge, 13 Grenzwülste, 14 Kiemenseptum, 15 Kiemendarmhöhle, 16 Oesophagus.

chialstreifen (Schizocardium) oder sie greifen nur wenig weit auf die ventrale Darmwand über (Glandiceps) oder sie hören sogar schon etwa in der halben Höhe des Darmes auf (Balanoglossus). Im letzteren Falle ist der Hypobranchialstreifen zur ventralen Hälfte des Kiemendarmes geworden, an dem man eine dorsale respiratorische Hälfte, in welche die Kiemenspalten münden, und eine ventrale, nutritorische Hälfte, den trogförmigen Oesophagus, unterscheidet. Die Scheidung beider Theile wird noch viel schärfer bei Ptychodera (Fig. 839), wo die Darmwand jederseits an der Grenze zwischen beiden in Form eines longitudinalen Grenzwulstes (13) in das Darmlumen mehr oder weniger weit vorragt. Indem es zu einer Be-

rührung der einander entgegenwachsenden Grenzwülste kommen kann, wird die offene Verbindung zwischen Kiemendarmhöhle oben und Oesophagus unten aufgehoben.

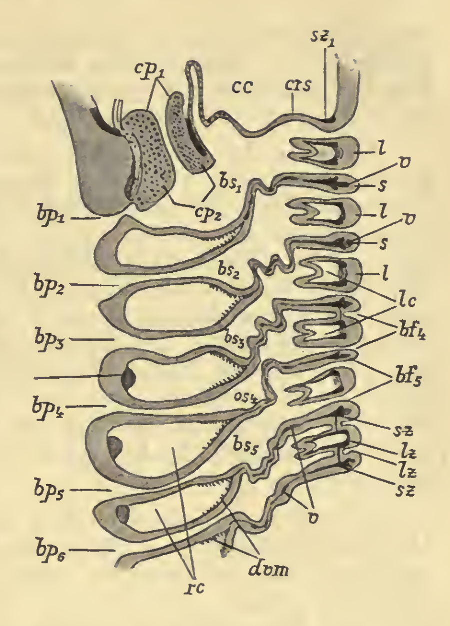


Fig. 840. **Senkrechter Längsschnitt durch den vorderen Theil einer Kiemenreihe und durch eine Kragenpforte von Schizocardium brasiliense,** nach SPENGEL. cp_1 Vordere Oeffnung der Kragenpforte (in das Kragencölom), cp_2 hintere Oeffnung der Kragenpforte (in die erste Kiementasche), bp_1—bp_6 erster bis sechster Kiemenporus (äussere Kiemenöffnung), bs_1—bs_5 erste bis fünfte Kiementasche, bf_4, bf_5 vierte und fünfte Kiemenspalte (Oeffnung der Kiementasche in den Kiemendarm), *dvm* Dorsoventralmusculatur, *cc* Kragencölom, *rc* Rumpfcölom, *v* Blutgefässe, *lc* Fortsetzung des Rumpfcöloms in die Kiemenzungen, *l* Kiemenzungen, *s* Kiemensepten, sz_1 erste, vorderste Septalzinke, *sz* Septalzinke, *lz* Zungenzinken, *crs* Kragenrumpfseptum.

Die Form der äusseren Oeffnungen der Kiementaschen, der Kiemenporen, ist schon oben erwähnt worden. Die Furchen, in denen sie liegen, entsprechen bei Balanoglossus, Glandiceps und Schizocardium den durch die Unterbrechung der Längsmusculatur gekennzeichneten Submedianlinien. Bei Ptychodera liegen die Kiemenporen medianwärts von dieser Linie.

Die Kiemen sind im Allgemeinen paarig, doch können die der einen Seite gegenüber denen der anderen Seite bei Ptychoderaarten bis zur halben Breite einer Kieme verschoben sein.

Am hinteren Ende der Kiemenregion werden auch noch bei den erwachsenen Thieren immer neue Kiemen gebildet.

Bei Ptychodera clavigera hat jede Kiementasche ein langes, ventralwärts gerichtetes Divertikel.

Die Höhle der Kiemenzungen ist von Endothel angekleidet und von (wohl theilweise musculösen) Fasern nach verschiedenen Richtungen durchzogen.

Der ausführende Abschnitt der Kiementaschen besitzt eine Musculatur, deren Anordnung hier nicht besprochen werden kann. Auch können die Poren mit einer eigenen, sie ringförmig umgebenen Sphinctermusculatur ausgestattet sein.

Bei Balanoglossus Kowalevskii setzt sich der hintere Kragenrand auf dem Rücken in zwei Aussackungen fort, welche die vordersten Kiemenporen bedecken. Man hat diese Aussackungen als Operculum und den kleinen von ihnen bedeckten Raum als Atrium bezeichnet.

Ueber die Blutgefässe und das Skelet des Kiemendarmes siehe weiter unten.

D. Der nächstfolgende Abschnitt, der zuführende Darm, durchzieht den hinteren, kiemenlosen Abschnitt der Branchiogenitalregion, um an ihrem hinteren Ende in den Leber- oder Magendarm überzugehen. Bei einigen Formen ist der zuführende Darm dadurch

ausgezeichnet, dass er rechts oder links kurze Kanäle dorsalwärts entsendet, die sich auf dem Rücken nach aussen öffnen. Diese ausführenden Kanäle wurden als unpaare Darmpforten bezeichnet, weil sie vorwiegend unpaarig sind.

Specielles. Die unpaaren Darmpforten finden sich bei Schizocardium brasiliense, Glandiceps Hacksii und Gl. taloboti. Bei Sch. brasiliense wechseln in unregelmässiger Weise paarige und unpaare ab. Es wurden im ganzen 29 beobachtet, 13 auf der linken, 16 auf der rechten Seite, davon 7 Paare. Der zuführende Darmabschnitt dieser Art ist durch eine starke Ringmusculatur ausgezeichnet. Bei Gl. Hacksii wurden bei dem untersuchten jungen Thiere 9 unpaare Darmpforten beobachtet, die vorderste rechtsseitig, die übrigen linksseitig. Bei Gl. taloboti sind alle Darmpforten dieser Darmregion unpaar, sie stehen bei dem untersuchten Exemplar in 9 ungleich weit von einander entfernten Gruppen. Wahrscheinlich münden die ausführenden Kanäle je einer Gruppe in eine gemeinsame Ampulle, die sich ihrerseits durch eine einzige Oeffnung nach aussen öffnet.

E. Die Leber- oder Magenregion des Darmes ist bei allen Enteropneusten dadurch ausgezeichnet, dass das Darmepithel bewimpert ist, und dass es viele, gewöhnlich grün gefärbte, Sekrettröpfchen enthält. Eine eigene Muscularis scheint der Leberdarm nur bei Schizocardium brasiliense zu besitzen, wo sie an der ventralen Seite als eine feine Lage von Längsfasern entwickelt ist. Der Leberdarm ist wohl der für die Verdauung wichtigste Darmabschnitt; das später zu besprechende Netz von Gefässcapillaren ist in seiner Wand besonders stark entwickelt.

Ein der Form nach auffällig gesonderter Abschnitt des Verdauungstractus ist der Leberdarm nur in den Gattungen Ptychodera und Schizocardium, wo er jederseits auf dem Rücken eine Reihe von finger- oder keilförmigen Ausstülpungen aufweist, welche die Leibeswand nach aussen zu den schon oben erwähnten Lebersäckchen vordrängen. Die Mündung jedes Lebersäckchens in den Darm ist ein enger, quergestellter Spalt. Die Nahrung gelangt nie in die Lebersäckchen hinein. An der Wand der Säckchen ist das Capillarennetz ungemein dicht. Das Darmepithel der Lebersäckchen ist in der Regel stark gefaltet.

Bei Glandiceps Hacksi kommt in der Leberregion ein Nebendarm vor, ein ca. 6 mm langer, gerader Kanal, der sich ungefähr in der Mitte der Region in der dorsalen Mittellinie vom Hauptdarm abzweigt, um am hinteren Ende der Region wieder in ihn einzumünden.

Bei Schizocardium brasiliense, Glandiceps Hacksii, Balanoglossus Kowalevskii und B. Mereschkovskii (nicht bei Ptychodera und nicht bei B. Kupfferi und B. canadensis) finden sich in der vordersten Leberregion oder in einem dieser unmittelbar vorausgehenden und sich zwischen ihr und dem zuführenden Darm einschaltenden Bezirk paarige, dorsalwärts nach aussen führende Darmpforten. Sch. brasiliense hat ein Paar, Gl. Hacksii drei Paare und Balanoglossus Kowalevskii 4—6 Paar solcher Pforten. Sie münden medianwärts von den Submedianlinien, zwischen diesen und der dorsalen Mittellinie und können mit Cilien und mit Sphinctermuskeln ausgestattet sein.

F. Auf den Leberdarm folgt der ausführende Darmab-

schnitt, welcher allmählich in den engeren Enddarm übergeht, der seinerseits durch den After nach aussen mündet. Wo an diesen Darmtheilen eine eigene Musculatur vorkommt, ist sie sehr schwach entwickelt.

VI. Die Cölomsäcke und die Körpermusculatur.

Wir sprechen besser von Cölomsäcken als von der Leibeshöhle, weil es selbstverständlich ist, dass zu den Cölomsäcken auch ihre Wand gehört.

Im Körper der Enteropneusten kommen 5 Cölomsäcke vor, die folgendermaassen auf die Hauptregionen vertheilt sind:

Die Eichel beherbergt einen unpaaren vorderen Cölomsack.

Der Kragen enthält 2 paarige mittlere Cölomsäcke.

Der Rumpf enthält 2 paarige hintere Cölomsäcke.

Die Cölomsäcke erfüllen fast den ganzen Raum zwischen Darmepithel und Körperepithel, d. h. die Furchungshöhle oder das Blastocöl der Larve, bis auf ein besonders zu besprechendes System von übrig bleibenden Lücken, das Blutgefässsystem.

Wir können in der That an jedem Cölomsack zum mindesten unterscheiden eine sich von aussen an das Darmepithel anlegende viscerale Wand und eine sich von innen an das Körperepithel anlegende parietale Wand.

Im Bezirke der paarigen Cölomsäcke, also im Kragen und im Rumpf stossen die beiden seitlichen Cölomsäcke über dem Darm zur Bildung eines doppelblättrigen dorsalen — und unter dem Darm zur Bildung eines doppelblättrigen ventralen Mesenteriums zusammen.

Diese Mesenterien erhalten sich beim erwachsenen Thier nirgends in voller Ausdehnung.

Jeder Cölomsack hat eine vordere und eine hintere Wand. Die hintere Wand der Kragencölomsäcke legt sich an die vordere Wand der Rumpfcölomsäcke und bildet so eine zweischichtige, quer und senkrecht stehende, das Kragencölom vom Rumpfcölom trennende Scheidewand, ein Septum.

Die Wände der Cölomsäcke sind bei der Larve Epithelien, Die Epithelzellen aber werden in der grössten Ausdehnung der Cölomsäcke zu Muskelfasern und liefern so die Körper- und die Darmmusculatur und zwar derart, dass sich in diesen ausgedehnten Bezirken eine Endothelauskleidung der Leibeshöhle meist nicht mehr nachweisen lässt.

Auch Bindegewebe geht aus der Wand der Cölomsäcke hervor.

Die Enteropneustenmusculatur besteht ausschliesslich aus glatten Muskelfasern.

In der Leibeshöhlenflüssigkeit flottiren (wahrscheinlich amöboide) Lymphzellen, die vermuthlich Abkömmlinge des Peritonealendothels sind.

A. Das Eichelcölom.

Das Eichelcölom ist, wie oben schon gesagt, unpaar. Die parietale Wand liegt unter dem Eichelepithel, die viscerale umhüllt

nicht nur das Eicheldivertikel der Mundhöhle, sondern zusammen mit dieser noch einen Complex anderer Theile an der (hinteren) Basis der Eichel: sie umhüllt die Basalorgane der Eichel, wird gewissermaassen von diesen, wie ein Handschuhfinger, von hinten nach vorn in die Eichelhöhle vorgestülpt.

Das Eichelcölom hat drei nach hinten gegen den Eichelhals gerichtete Aussackungen, eine ventrale und zwei dorsale, nämlich eine rechte und eine linke. Die linke Aussackung setzt sich nach hinten in einen mit Wimperepithel ausgestatteten Kanal, die Eichelpforte, fort, welche durch den Eichelporus nach aussen mündet. Der Eichelporus liegt dorsalwärts und linksseitig am Eichelhals, in bald grösserem, bald geringerem Abstande von der Mediane.

Bei einigen Formen (constant bei Balanoglossus Kupfferi und B. canadensis und gelegentlich bei Ptychodera minuta und B. Kowalevskii) kommt eine zweite Eichelpforte auf, durch welche die rechte dorsale Aussackung des Eichelcöloms nach aussen mündet. Diese secundäre Eichelpforte tritt ontogenetisch viel später auf, als die primäre.

Es wird vermuthet, dass durch die Eichelpforte zum Zwecke der Schwellung der Eichel Wasser in den Eichelcölomsack aufgenommen wird. Für die Annahme einer excretorischen Function der Pforten liegen keinerlei Anhaltspunkte vor.

Was nun im Speciellen die Wände des Cölomsackes der Eichel anbetrifft, so bewahrt die viscerale Wand und im Ganzen auch die Wände der hinteren Aussackungen den epithelialen Charakter, während die parietale Wand musculös und bindegewebig entwickelt ist. Zu dieser parietalen Wand gehören folgende Theile:

1) Zu äusserst dicht unter der Basal- oder Grenzmembran des Körperepithels eine Lage von Ringmuskelfasern.

2) Darauf folgt eine mächtig entwickelte, den grössten Theil des Eichelcöloms einnehmende Längsmusculatur. Der sehr verwickelte Verlauf der Längsmuskelfasern kann hier nicht im Einzelnen besprochen werden. Sie sind saitenförmig zwischen je 2 hintereinander liegenden Punkten der Eichelwand ausgespannt, so dass sich die Fasern nach den verschiedensten Richtungen kreuzen.

3) Dorsoventrale Muskelfasern bilden genau in der Medianebene der Eichel ein dorsoventrales Muskelseptum. Dieses ist jedoch nicht in der ganzen Länge der Eichel entwickelt, sondern reicht nur soweit nach vorn, wie das Eicheldivertikel des Darmes, beziehungsweise sein Wurmfortsatz. Es hat also dieses Muskelseptum einen freien vorderen Rand. Die Fasern des Septums, die von der dorsalen Mittellinie heruntersteigen, weichen, bei den basalen Organen angekommen, rechts und links auseinander, diese Organe zwischen sich fassend und sich an ihrer Unterseite wieder zum ventralen Theil des Septums vereinigend. Dieser ventrale Teil ist deutlich eine doppelte Muskellamelle. Seine beiden Lamellen sind durch eine structurlose Grenzlamelle geschieden, welche eine Fortsetzung der Grenzmembran des ventralen Eichelepithels ist. Die Ringmuskelschicht der Eichel durchsetzt die Grenzmembran des ventralen Eichelseptums bündelweise.

Das ventrale Eichelseptum ist in seinem hintersten Teile unterbrochen, so dass es also auch einen freien hinteren Rand hat.

Der von den Muskelfasern frei gelassene Theil der Eichelhöhle

wird zum grossen Theile erfüllt vom Bindegewebe, in welchem sich unregelmässige zerstreute Lücken als Reste der Höhle finden. Nur in der Umgebung der Basalorgane erhält sich ein bindegewebsfreier Hohlraum von verschiedener Grösse.

B. Die Cölomsäcke und die Musculatur der Kragenregion.

Die Kragenregion des Körpers enthält nicht nur ihre eigenen beiden Cölomsäcke, sondern ausserdem noch Ausstülpungen oder Fortsetzungen des Rumpfcöloms, die man als Peripharyngealräume und als Perihämalräume bezeichnet hat. Diese letzteren sollen mit dem Rumpfcölom besprochen werden. Die beiden seitlichen Kragencölomsäcke sind nirgends bei den erwachsenen Thieren durch die Mesenterien vollkommen getrennt. Das mediane ventrale Mesenterium erhält sich nur in geringer Ausdehnung in der hinteren Kragenregion. Weiter nach vorn, doch niemals bis an das vordere Ende des Kragens, reicht das dorsale Mesenterium. Bei Balanoglossus Kupfferi fehlen beide Mesenterien gänzlich.

Die Gliederung des Kragencöloms complicirt sich durch das Auftreten von Falten der inneren, oder visceralen Wand. Die beiden Lamellen dieser Falten liegen dicht an einander und sind nur durch eine gefässführende Grenzmembran getrennt. Man kann nach dem Verlaufe dieser gefässführenden Falten, die in das Kragencölom ragen, unter den Enteropneusten zwei Gruppen unterscheiden.

1. Gruppe: Balanoglossus, Glandiceps, Schizocardium. Am hinteren Ende des Kragencöloms beginnt jederseits nahe der ventralen Mittellinie eine Falte, welche in einem Bogen schräg nach vorn und oben bis zum Eichelhals emporsteigt.

2. Gruppe. Ptychodera. Vom hinteren Ende der Kragenregion zieht eine medio-ventrale Gefässfalte nach vorn, um in kurzer Entfernung vom Vorderrande der Region sich in zwei seitliche Falten zu theilen, welche, die Mundhöhle umfassend, senkrecht emporsteigen.

Die Wandungen des Kragencöloms sind grösstentheils musculös entwickelt.

1) Die parietale Wand besteht zunächst aus einer äusseren Lage von Längsmuskelfasern. Diese beginnen hinten freilich an der visceralen Wand, ziehen dann schräg nach vorn und aussen gegen die Haut, die Kragenhöhle durchsetzend, und verlaufen nur in der vorderen Kragenregion dicht unter der Haut bis an das Vorderende der Region. Auf der Innenseite der Längsmusculatur ist nur im vorderen Theil des Kragens eine Ringmuskellage entwickelt.

2) Die viscerale Wand: Sie bildet zunächst eine innere Längsmusculatur, nach deren Verhalten man die Enteropneusten in zwei Gruppen theilen kann.

1. Gruppe. Schizocardium, Glandiceps, Balanoglossus. Vorn am später zu besprechenden Skelet des Eichelhalses entspringt jederseits ein Bündel Längsmuskelfasern, das sich hinten fächerartig gegen das Kragenrumpfseptum ausbreitet. Die Fasern dieses Muskelfächers sind um so schräger, je näher der ventralen Mittellinie sie sich an das Kragenrumpfseptum anheften. Vorn umschliessen die beiden Faserbündel das rückführende Kragengefäss.

2. Gruppe. Ptychodera. Die zahlreichen Bündel von Längsmuskelfasern nehmen einen parallelen Verlauf. Von diesen Bündeln ziehen nur wenige, der dorsalen Mediane zunächst liegende bis in den Eichelhals, das rückführende Kragengefäss einschliessend und sich an das Eichelskelet anheftend. Alle übrigen erreichen das Vorderende der Kragenregion nicht, sondern heften sich an die Hinterwand der oben erwähnten, die Mundhöhle umkreisenden Gefässfalte.

Die viscerale Wand des Kragencöloms besteht nun ferner noch aus einer Quermusculatur. Auch diese zeigt bei den beiden erwähnten Gruppen eine verschiedene, durch den verschiedenen Verlauf der Gefässfalte bedingte Anordnung.

Bei der Gruppe 1, Sch., Gl. und B., verlaufen die Querfasern von der dorsalen Anheftungsstelle des ventralen Mesenteriums jederseits seitwärts und nach oben, um sich an der von hinten und unten nach vorn und oben ziehenden Gefässlamelle anzuheften.

Wo ein ventrales Mesenterium fehlt, gehen die Querfasern, die Mundhöhle ventralwärts halfterförmig umfassend, ohne Unterbrechung von der rechten zu der linken Gefässfalte. Es sind also die Querfasern, entsprechend dem Verlauf der Gefässfalten, hinten ganz kurz und auf die Ventralseite beschränkt, nach vorn werden sie immer länger und bilden schliesslich vorn, in der Höhe der Ansatzstelle des Eichelhalses eine die Mundhöhle fast vollständig umfassende, dorsalwärts eine nur kurze Strecke weit unterbrochene ringförmige Schlinge.

Bei der Gruppe 2 (Ptychodera) fehlt die Quermusculatur vollständig in dem grösseren hinter der ringförmigen Gefässfalte gelegenen Kragenbezirk. Vor derselben ist sie aber eben so entwickelt, wie in dem entsprechenden Bezirk der ersten Gruppe. Die Muskeln entspringen dorsalwärts zu beiden Seiten des Eichelskeletes und umfassen die Mundhöhle schleifenförmig.

3) Die Vorderwand des Kragencöloms. Rechts und links am Eichelhals entspringt ein starkes Bündel von Muskelfasern, die von der Vorderwand des Kragencöloms bis an den Kragenrand ausstrahlen. Die ventralen resp. dorsalen Randfasern eines jeden ausstrahlenden Bündels überschreiten gewöhnlich die Mediane und kreuzen so die Randfasern des gegenüberliegenden Bündels.

Ausser der bis jetzt beschriebenen Musculatur der somatischen, visceralen und Vorderwand des Kragencöloms existiren nun noch isolirt verlaufende Radiärmuskelfasern, welche die Aussenwand mit der Innenwand und auch mit der Vorderwand in Verbindung setzen. Sie bilden zwei einander kreuzende Systeme, indem die einen von der Aussenwand schräg nach innen und vorn, die anderen nach innen und hinten gerichtet sind.

Die Kragenhöhle wird erfüllt von Bindegewebe, welches überall zwischen die Muskeln eindringt und nur gewisse Lücken frei lässt. Ein solcher Hohlraum bleibt vornehmlich rechts und links im hinteren Theil des Kragens ausgespart. Hier setzt sich das Kragencölom jederseits in eine von hohem wimperndem Cylinderepithel ausgekleidete Kragenpforte fort, deren Porus nicht an der äusseren Oberfläche des Körpers, sondern an der Vorderwand der ersten Kiementasche, nahe dem Kiemenporus, mündet. Die Kragenpforte ragt von diesem Porus nach vorn frei in die Kragenhöhle vor und ist an ihrer äusseren, eben dieser Höhle zugekehrten Oberfläche mit Plattenendothel ausgekleidet.

Ueber die Function dieser beiden Kragenpforten kann nicht mehr gesagt werden, als was über die Eichelpforte gesagt worden ist.

Bei Balanoglossus Kupfferi findet sich jederseits am Kragenrumpfseptum und zwar sowohl an seiner vorderen (der Kragenhöhle zugekehrten), als an seiner hinteren (der Rumpfhöhle zugekehrten) Fläche eine polsterförmige Epithelverdickung, welche wahrscheinlich als Lymphdrüse (Lymphherd) functionirt.

C. Die Cölomsäcke und die Musculatur des Rumpfes. Die Perihämal- und die Peripharyngealräume der Kragenregion.

Das Rumpfcölom geht in ununterbrochener Ausdehnung durch die ganze Länge des Rumpfes hindurch. Seine Zusammensetzung aus zwei seitlichen Säcken lässt sich auch noch beim erwachsenen Thiere erkennen, indem sich das ventrale Mesenterium ganz, das dorsale partiell erhält. Die Rumpfcölomsäcke bilden nach vorn in die Kragenhöhle hinein Ausstülpungen, welche die Wand des Kragencöloms vor sich her schieben: die Perihämal- und die Peripharyngealräume (Fig. 841).

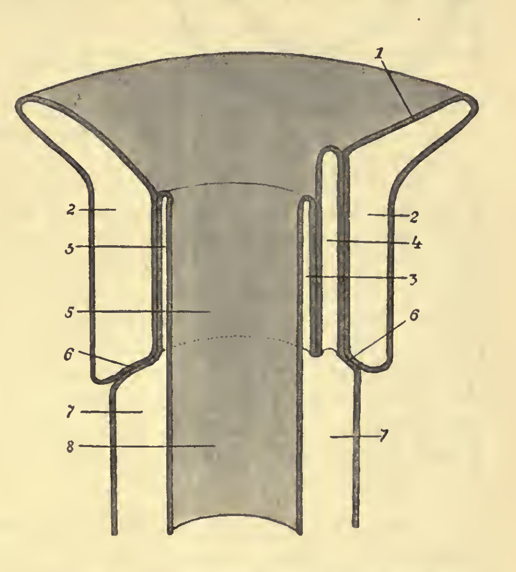


Fig. 841. Ptychodera minuta, Schema der Cölomverhältnisse des Kragens und der vorderen Rumpfregion auf einem annähernd medianen Längsschnitt, nach SPENGEL, etwas modificirt. 1 Vorderwand des Kragens, 2 Kragencölom, 3 Peripharyngealraum, 4 Perihämalkanal, 5 Mundhöhle, 6 Kragenrumpfseptum, 7 Rumpfcölom, 8 Oesophagus.

Die Perihämalräume sind zwei dorsale Verlängerungen des Rumpfcöloms, welche die ganze Kragenregion und den Eichelhals bis zum Eichelskelet durchsetzen. Sie verlaufen unter dem Kragenmark über der Mundhöhle. In der Mittellinie sind beide durch eine structurlose Scheidewand, ein Grenzmembran, getrennt, in welcher der dorsale Gefässstamm verläuft. Die Perihämalräume sind fast vollständig erfüllt von Längsmuskelfasern, welche ihre dorsale Wand gebildet hat. Diese sind die unmittelbare vordere Fortsetzung der dorsalen Längsmusculatur des Rumpfes. An der ventralen Wand der Perihämalräume kommt es bei Ptychodera ebenfalls zur Ausbildung einer freilich schwachen, einfachen Lage von Längsmuskeln. Bei Schizocardium und Glandiceps hingegen kommt es hier zur Entwickelung einer Quermusculatur. In der Gattung Balanoglossus fehlt in der ventralen Wand die eine wie die andere Musculatur.

Ausser den erwähnten Muskeln kommen noch Fasern vor, welche die Perihämalräume quer, vornehmlich in dorso-ventraler Richtung durchsetzen.

Die Peripharyngealräume sind ebenfalls vordere Fortsetzungen des Rumpfcöloms, und zwar schieben sie sich zwischen die Mundhöhle (Pharynx) einerseits und das Kragencölom anderseits ein, bei Ptychodera die Mundhöhle umfassend. Sie endigen vorn auf der Rückenseite an der Stelle, wo das Eicheldivertikel des Darmes entspringt, und vorn seitlich an der Ansatzstelle der Gefässfalten. Die innere Wand der Peripharyngealräume besteht aus einer die Mundhöhle umschliessenden, ihrem Epithel dicht anliegenden und von ihm nur durch eine Grenzmembran getrennten Lage von Ringmuskelfasern.

Fig. 842. Ptychodera minuta, Querschnitt des Körpers durch die Genitalregion, Schema zur Demonstration der Cölomverhältnisse. *d* Dorsal, *v* ventral, 1 dorsales Mesenterium, 2 dorsale Nebenkammern des Rumpfcöloms, 3 Lateralsepten, 4 Körperepithel, 5 parietale Wand, 6 viscerale Wand des Rumpfcöloms, 7 Darmepithel, 8 Darmhöhle, 9 Hauptkammer des Rumpfcöloms, 10 ventrales Mesenterium.

Bei Schizocardium sind die beiden Peripharyngealräume weniger ausgedehnt, sie liegen zu Seiten der Mundhöhle, ohne sie dorsalwärts oder ventralwärts zu umfassen. Jeder Peripharyngealraum bildet ein Dreieck, dessen Seiten folgendermaassen bestimmt sind. Die eine (hintere) Seite entspricht dem Ursprung aus dem Rumpfcölom, die zweite (dorsale) dem Seitenrand der Perihämalräume, die dritte (vordere und untere) der Anheftungsstelle der Gefässfalte. Dementsprechend ist die Lage von Quermuskelfasern auf die Seitentheile der Mundhöhle beschränkt, sie ergänzt sich aber zu einer geschlossenen Muskelhülse 1) dorsalwärts durch die Quermusculatur an der unteren Wand der Perihämalräume, 2) ventralwärts durch die Quermusculatur des Kragencöloms.

Ausser bei Ptychodera und Schizocardium, kommen Peripharyngealräume auch noch bei Balanoglossus Kowalevskii vor, in ähnlicher Gestalt wie bei Schizocardium, aber nicht mit Quer-, sondern mit Längsmuskeln, die nicht der inneren oder visceralen, sondern der äusseren, an das Kragencölom anstossenden, parietalen Wand angehören.

Bei Ptychodera kommt es noch zu einer weiteren Complication in der Gliederung des Rumpfcöloms. Im Bereiche der vorderen Leberregion und in der Branchiogenitalregion tritt neben den beiden Hauptmesenterien (medianen Mesenterien) jederseits auf dem Rücken in der Submedianlinie ein Neben- oder Lateralmesenterium (Fig. 842) auf, welches vom Darm zur Haut zieht. Dadurch wird das Rumpfcölom in diesem Bezirk in 4 Kammern getheilt, in zwei grosse ventrale Haupt- und in zwei kleine dorsale Nebenkammern. Die Nebenkammern münden hinten unter Schwund des Nebenmesenteriums in die Hauptkammern ein, vorn endigen sie verjüngt in der Kiemenregion. Sie liegen hier nur der Haut, nicht mehr dem Darm an, indem das Nebenmesenterium in einer hier nicht näher zu besprechenden Weise seinen visceralen Anheftungsrand auf die Haut verschiebt.

Der weitaus grösste Theil der Wände der Rumpfcölomsäcke geht in der Bildung von Musculatur auf. Ganz besonders ist es die parietale Wand, welche sich zu einem kräftigen, nach hinten allmählich an Stärke abnehmenden Hautmuskelschlauch differenzirt.

Der wichtigste und constanteste Theil dieses Hautmuskelschlauches ist die Längsmusculatur.

Die Längsmusculatur, welche auf der Bauchseite des Körpers, der Genitalflügel (wo solche entwickelt sind) und auch auf der Dorsalseite der Kiemenregion besonders kräftig entwickelt ist, wird in der dorsalen und ventralen Mittellinie durch die medianen Mesenterien unterbrochen. Eine ähnliche Unterbrechung zeigt sich in der Branchiogenitalregion in den Submedianlinien, in denen die Gonaden und bei den Gattungen Balanoglossus, Glandiceps und Schizocardium auch die Kiemen münden.

Durch die 4 Unterbrechungslinien wird die Längsmusculatur in zwei Dorsal- und zwei Ventrolateralfelder eingetheilt (B. canadensis hat jederseits zwei muskelfreie Streifen und in jedem münden Gonaden).

Die einzelnen Längsmuskelfasern verlaufen derart, dass sie sich bogenförmig zwischen zwei hinter einander liegenden Punkten der Grenzmembran des Körperepithels anheften. Eine jede Faser kreuzt sich also mit zahlreichen nächstfolgenden.

Bei Ptychodera differenzirt sich aus der parietalen Rumpfcölomwand auch eine äussere Ringmuskelschicht, deren Fasern die Mesenterien durchsetzen,

Sonst kommt eine echte Ringmuskelschicht nirgends vor. Wohl aber wird sie functionell ersetzt durch an der Innenseite der Längsmusculatur verlaufende, scheinbare Ringmuskelfasern, die aber in Wirklichkeit keine geschlossenen Ringe bilden.

Bei Schizocardium verlaufen die Bündel dieser scheinbaren Ringmuskelfasern jederseits vom dorsalen Rande des mediodorsalen Mesenteriums zum dorsalen Rande des ventralen Mesenteriums. Aehnliche Bündel entspringen nahe dem ventralen Rande des ventralen Mesenteriums und fasern, der Innenseite der Längsmusculatur entlang emporsteigend, an die Seitenwände des Körpers aus, die Längsmusculatur durchsetzend und sich an die Grenzmembran des Körpers anheftend. Bei Glandiceps wiederholt sich dieses letztere System, selbstverständlich umgekehrt, auch auf der Rückenseite.

Balanoglossus hat weder eine äussere echte, noch eine innere scheinbare Ringmusculatur.

Radiäre Muskelfasern verbinden in der ganzen Ausdehnung des Cöloms die Grenz- oder Basalmembran des Körperepithels mit der Grenzmembran des Darmes. In den Genitalflügeln sind sie zwischen gegenüberliegenden Stellen der Haut ausgespannt. In der Gegend der Lateralmesenterien spannen sich solche Fasern zwischen diesen und der Haut aus.

Die von der visceralen Wand des Cöloms gelieferte Darmmusculatur ist schon in dem vom Verdauungstractus handelnden Abschnitte kurz besprochen worden.

VII. Die Herzblase (Fig. 837_{21}, 845_{11}).

So wird ein allseitig geschlossenes Säckchen genannt, welches im Basaltheil der Eichel dem Eicheldivertikel des Darmes aufliegt. Seine ventrale Wand schlägt sich rechts und links etwas über das Eicheldivertikel herunter, von dem es übrigens durch einen kleinen Blutraum getrennt ist. Hinten, gegen den Eichelhals, zieht sich die Herzblase in einen kleinen Zipfel aus, welcher, vorzugsweise in querer Richtung, von sehr wahscheinlich musculösen Fasern durchsetzt ist, während der übrige Theil der Blase eine wasserklare Flüssigkeit enthält. Der mediane Theil der hinteren und dorsalen Wand stösst an das Körperepithel des Eichelhalses an.

Die ventrale Wand wird von einer einfachen Lage quer verlaufender Muskelfasern und von birnförmigen Zellen gebildet, während die übrige Wand durch ein Plattenepithel repräsentirt ist. Der Nachweis einer geschlossenen Ringmusculatur ist bis jetzt nicht gelungen.

Die Herzblase setzt sich bei Schizocardium (und in geringerem Maasse auch bei Glandiceps) nach vorn in zwei symmetrisch angeordnete ansehnliche Zipfel, die beiden Herzohren fort. Aus dem hinteren Zipfel der Herzblase entspringen zwei Bündel von Muskelfasern, die sich nach vorn in diese Ohren hinein begeben und, eine Faser nach der anderen, an die Wand des betreffenden Herzohres anheften.

Es ist wichtig zu betonen, dass die Herzblase nicht zum Blutgefässsystem gehört, nicht mit ihm communicirt, sondern nur einem Theil des Blutgefässsystems anliegt. Wenn also die Herzblase für das Blut propulsatorisch wirkt, so geschieht das nur etwa so, wie der Darmkanal, z. B. bei niederen Krebsen, durch seine Contraction die Leibesflüssigkeit in Bewegung zu setzen vermag.

Die Herzblase scheint nach den vorliegenden neueren Untersuchungen ektodermaler Herkunft zu sein und wird also nicht als eine Cölomblase gedeutet werden dürfen.

VIII. Die Grenzmembranen, das Eichelskelet und das Kiemenskelet.

Ueberall im Körper der Enteropneusten sind die Wände aneinander stossender Organe durch structurlose Grenzmembranen geschieden, die als Ausscheidungen dieser Wände zu betrachten sind. Wir haben uns die Grenzmembranen als aus zwei mit einander in grosser Ausdehnung verklebten Blättern zusammengesetzt zu denken. Die Blutgefässe liegen in den Grenzmembranen, sie stellen ein Lückensystem zwischen den beiden Blättern derselben dar.

Bei der Ausscheidung der Grenzmembranen spielt der histologische Charakter der absondernden Organwände keine Rolle. Eine Muskelwand kann ebensogut eine Grenzmembran ausscheiden wie eine Epithelwand.

Nach der vorausgehenden Darstellung kann man sich von selbst eine Vorstellung vom Vorkommen und von der Anordnung der Grenzmembranen im Körper machen. Man wird z. B. sicher sein, eine Grenzmembran überall unter dem Körperepithel anzutreffen, diese

stammt im Bezirke des Rumpfes einerseits vom Rumpfepithel, andererseits von der anliegenden parietalen Wand des Rumpfcöloms.

Eine ähnliche Grenzmembran werden wir auch zwischen den visceralen Wänden der Cölomsäcke und dem Darmepithel nicht vermissen, ebensowenig zwischen der vorderen und hinteren Wand des Kragenrumpfseptums, zwischen den Peripharyngealräumen und dem Kragencölom u. s. w. u. s. w.

An bestimmten Stellen, vornehmlich in der Eichel und am Kiemendarm verdickt sich die Grenzmembran und bildet das Eichel- und das Kiemenskelet.

A. Das Eichelskelet besteht aus einem medianen Körper und zwei nach hinten divergirenden Schenkeln. Der Körper des Eichelskeletes liegt im Eichelhalse zwischen dem Halse des Eicheldivertikels der Mundhöhle oben und dem ventralen Körperepithel des Eichelhalses unten. Die Schenkel divergiren nach rechts und links in die Kragenregion hinein und umfassen dabei von oben den Eingang zur Mundhöhle, ihrem Epithel dicht anliegend.

Das Eichelskelet wird seitlich noch verstärkt durch das sich an dieses anlegende chondroide Gewebe. Die Grundsubstanz dieses Gewebes ist identisch mit der Substanz des Eichelskeletes und der Grenzmembranen überhaupt. Sie wird von der Vorderwand des Kragencöloms und von der Hinterwand des Eichelcöloms, oder von letzterer allein abgeschieden, dabei aber bleiben diese Wände mit zelligen Fortsätzen in der abgesonderten Grundsubstanz zurück, und diese Fortsätze können sich in Zellgruppen oder Zellnester auflösen, welche dem chondroiden Gewebe auf Schnitten eine gewisse Aehnlichkeit mit Knorpelgewebe verleihen. Am stärksten, stärker als das Eichelskelet, welches immer in ihrer Mitte zurückbleibt, ist die Masse chondroiden Gewebes im Eichelhalse der Gattungen Schizocardium und Glandiceps.

B. Das Kiemenskelet (Fig. 843 und 844). Man erinnere sich zunächst des über die Kiemenspalten, die Kiemensepten und die Kiemenzungen Gesagten.

Das Kiemenskelet besteht ebenfalls aus localen Verdickungen der Grenzmembran, welche das Epithel des Kiemendarmes von der visceralen Wand des Rumpfcöloms der Branchiogenitalregion sondert. Diese Verdickungen haben die Form von aufrecht stehenden drei-

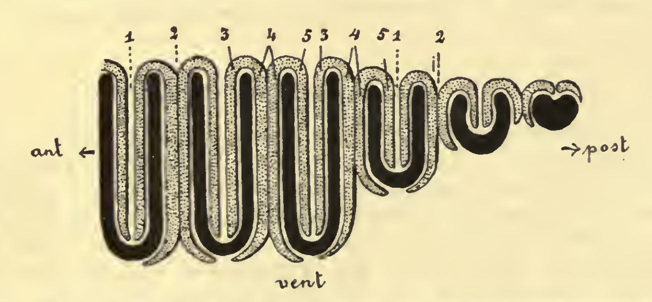


Fig. 843. Kiemenspalten und Kiemenskelet eines Enteropneusten. Die 6 hintersten Kiemenspalten einer Kiemenreihe von der Darmhöhle aus gesehen, die 3 hinteren in Bildung begriffen, Schema. Schwarz: die U-förmigen Kiemenspalten, punktirt: die Skeletgabeln. *ant* Vorn, *post* hinten, *vent* ventral, 1 Kiemenzunge, 2 Kiemenseptum, 3 vordere Zungenzinke, 4 mittlere oder Septalzinke, 5 hintere Zungenzinke einer dreizinkigen Skeletgabel.

zinkigen Skeletgabeln, welche jederseits in einer einfachen Längsreihe in der ganzen Länge der Kiemenregion angeordnet sind. Die Zahl der Gabeln entspricht der Zahl der Kiemen. Die freien Enden der Zinken sind nach unten, ihr Verbindungsstück nach oben gerichtet. Die drei Zinken einer Gabel haben folgende Lage. Die Mittelzinke liegt in einem Kiemenseptum, unter der der Kiemendarmhöhle zugekehrten Septalkante. Diese Septalzinke gabelt sich am freien unteren Ende in einen kurzen vorderen und hinteren Ast.

Die vordere Zinke einer Gabel liegt an der Hinterwand der unmittelbar vor dem Septum liegenden Kiemenzunge, die hintere Zinke in der Vorderwand der unmittelbar hinter dem Kiemenseptum liegenden Kiemenzunge. Jede Gabel hat also eine mittlere Septalzinke und eine vordere und hintere Zungenzinke. Jede Zunge hat zwei Zinken, eine vordere und hintere, sie gehören aber zwei verschiedenen Gabeln an. Jedes Septum hat nur eine Zinke. Eine minutiöse Untersuchung zeigt aber, dass jede Septalzinke aus zwei mit einander verschmolzenen Gabeln besteht. Es wären also zweizinkige Gabeln die letzten Elemente des Kiemenskeletes. Jede Gabel würde mit einer Zinke in einer Zunge und mit der anderen in einem Septum liegen. Die zwei Septalzinken, die zu auf einander folgenden zweizinkigen Gabeln gehören, sind aber jeweilen mit einander verschmolzen.

Die vorderste Skeletgabel, und nur diese, ist immer zweizinkig.

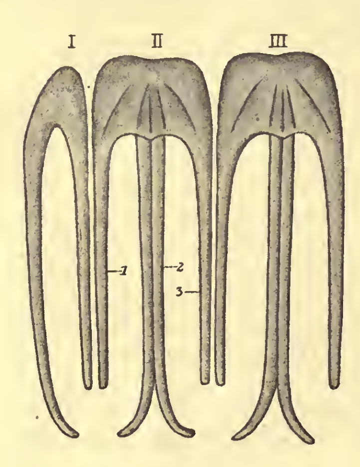


Fig. 844. **Die 3 vorderen Gabeln des Kiemenskeletes von Balanoglossus Kowalevskii, nach Spengel. Die vorderste (*I*) ist nur zweizinkig. 1 Eine hintere Zungenzinke, 2 eine (der Anlage nach doppelte) Septalzinke, 3 eine vordere Zungenzinke.**

Während sich an der Bildung der Zungenzinken das (dem Darme angehörige) Kiemenepithel und die mesodermale, innere (der visceralen Wand des Rumpfcöloms angehörige) Wand der Zungenhöhle (die ja nur eine Fortsetzung der Rumpfhöhle ist) betheiligen, wird die Septalzinke ausschliesslich von dem Kiemenepithel der Septalkante abgesondert.

IX. Das Blutgefässsystem.

Das Blutgefässsystem ist ein System von Lücken in den Grenzmembranen des Körpers. Die beiden Lamellen der Grenzmembranen weichen an den betreffenden Stellen einfach auseinander und bilden die Wand der Gefässe. Ein endothelartiger Ueberzug an der Innenseite der auseinanderweichenden Lamellen der Grenzmembranen konnte nur bei Ptychodera und an vereinzelten Stellen bei Schizocardium und Glandiceps erkannt werden. Bei Balanoglossus wurde nichts derartiges beobachtet. In der farblosen Blutflüssigkeit flottiren bei Ptychodera vereinzelte Blutzellen.

Die lacunären Blutgefässe der Enteropneusten entstehen nicht durch Auseinanderweichen der beiden vorher verklebten Lamellen einer

Grenzmembran, die vorher verklebt gewesen wären. Sie sind vielmehr ausgesparte Reste der larvalen Furchungshöhle oder des Blastocöls. Die Organe der Larve liegen in einem geräumigen Blastocöl, das in dem Maasse eingeengt wird und schwindet, als die Organe — es handelt sich hauptsächlich um die Cölomsäcke — sich vergrössern und aufblähen, wobei ihre Wände untereinander und mit dem Körper und Darmepithel zusammenstossen. Dabei bleiben eben von Anfang an jene Hohlräume übrig, die nachher als Blutgefässsystem imponiren. Die Blutzellen und Endothelzellen des Gefässsystems sind jedenfalls mesenchymatöser Herkunft.

In ganz grossen Zügen lässt sich das Gefässsystem seiner Anordnung nach folgendermaassen charakterisiren.

Es existirt ein Capillargefässnetz in allen Grenzmembranen des Körpers, vornehmlich aber in der Grenzmembran der Haut und des Darmes. Dieses steht in Verbindung mit grösseren Gefässen, nämlich mit einem Rückengefäss, welches im dorsalen Mesenterium den Rumpf und Kragen durchzieht und mit Bluträumen des Kopfes communicirt, und einem Bauchgefäss, das im ventralen Mesenterium des Rumpfes verlaufend, das Blut aus der Eichel durch zwei seitliche, in den beiden Gefässfalten des Kragens verlaufende Gefässe oder Gefässgeflechte bezieht, die sich gewöhnlich am hinteren Ende der Kragenregion in der ventralen Mittellinie vereinigen. Der Rücken- und der Bauchgefässstamm des Rumpfes haben musculöse Wandungen, die ihnen aber nicht zu eigen gehören, sondern den anliegenden Wänden des Mesenterialtheiles der Cölomsäcke entlehnt sind. In der Eichel bildet das Blutgefässsystem rechts und links vom basalen Organcomplex durch Oberflächenvergrösserung gegen das Eichelcölom zu die sogenannte Eichelkieme oder den Eichelglomerulus.

Specielles. In feinere Einzelheiten können wir nicht eintreten.

1) Gefässstämme des Rumpfes. Während sich das dorsale Mesenterium im Abdominaltheil des Körpers, wie das ventrale im ganzen Rumpfe, erhält, kann es im vorderen Rumpfbezirk bis auf den das dorsale Längsgefäss beherbergenden Theil schwinden. Die Muskeln der Gefässstämme sind Quer- oder Ringmuskeln und z. Th. wenigstens Fortsetzungen der Ringmusculatur des Körpers in die Mesenterien hinein. Der ventrale Gefässstamm von B. Kowalevskii ist nicht mit einer Quer-, sondern mit einer Längsmusculatur ausgestattet. Immer liegt die (vom Mesenterialendothel gelieferte) Musculatur auf der der Leibeshöhle zugekehrten Seite der die Gefässe umgebenden Grenzmembran.

2) Der dorsale Gefässstamm des Kragens ist die directe Fortsetzung des dorsalen Gefässstammes des Rumpfes. Er verläuft zwischen den beiden Perihämalräumen, deren Wandungen er seine Musculatur entlehnt. Indem er vorn aus diesen wieder austritt, verliert er die Musculatur und öffnet sich im Eichelhals in einen Blutraum, den basalen Blutraum der Eichel, eine Lücke zwischen verschiedenen heterogenen Organen: Eichelpforte, Eicheldivertikel des Darmes, hinterer Zipfel der Herzblase, Epithel des Eichelhalses.

Dieser basale Blutraum communicirt einerseits mit dem Capillargefässnetz der Eichelwand, andererseits durch eine enge Spalte mit dem vor ihm liegenden centralen Blutraum der Eichel.

3) Der centrale Blutraum der Eichel ist eine Lücke in der

Grenzmembran, welche die Herzblase (dorsalwärts) vom Eicheldivertikel der Mundhöhle (ventralwärts) scheidet und hat keine eigene Musculatur. Diese wird durch die ventrale Quermusculatur der über ihr liegenden Herzblase ersetzt (Fig. 845). — Bei Schizocardium setzt sich der centrale Blutraum in eigenthümlicher, hier nicht näher zu besprechenden Weise in die beiden „Herzohren“ fort.

4) Der Eichelglomerulus (Fig. 845_{10}) besteht aus zwei seitlichen Hauptheilen und einem dorsalen Verbindungsstück. Wir wollen ihn in folgender Weise schematisch schildern. Jeder Haupttheil hat ungefähr die Gestalt einer einschichtigen Wabe mit hohen Zellen. Der Boden der Wabe wird gebildet von der rechten, resp. linken Seitenwand des basalen Organcomplexes der Eichel, also der Herzblase und des Eicheldivertikels des Darmes. Die Oeffnungen der einzelnen Zellen aber sind gegen das Eichelcölom gerichtet. Die Wände der Zellen werden von Falten des visceralen Endothels des Eichelcöloms gebildet. Sie sind hohl und ihre Hohlräume sind Bluträume, die insgesammt in einen spaltförmigen Blutraum im Boden der Wabe münden. Dieser selbst steht durch eine quere, spaltförmige Oeffnung zwischen der Herzblase und dem Eicheldivertikel hindurch mit dem centralen Blutraum der Eichel (Fig. 845_9) in Communication. Hinten vereinfacht sich jeder Haupttheil des Glomerulus immer mehr und mehr, und sein sonst so complicirter Blutraum wird zu einem einfachen Gefäss in der Grenzmembran zwischen dem Eicheldarm und dem visceralen Cölomendothel.

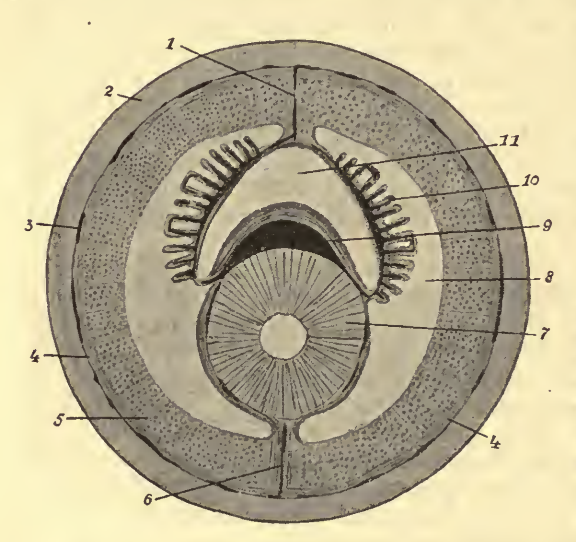


Fig. 845. Schematischer Querschnitt durch die Eichel eines Enteropneusten. 1 Dorsales Eichelseptum, 2 Eichelepithel, 3 Blutlacunen der Haut, 4 Ringmusculatur, 5 Längsmusculatur, 6 ventrales Eichelseptum, 7 Eicheldivertikel der Mundhöhle, 8 Eichelcölom, 9 centraler Blutraum der Eichel, 10 Eichelglomerulus, 11 Herzblase.

Die beiden Gefässe sind die abführenden Eichelgefässe.

Das Blut gelangt in den centralen Blutraum der Eichel auf folgenden Wegen: erstens aus dem Rückengefäss des Kragens und Rumpfes durch den basalen Blutraum; zweitens aus dem Hautgefässnetz der Eichel durch Gefässe oder durch ein Gefässnetz, welches in der Grenzmembran des ventralen Septums emporsteigt, und drittens aus demselben Gefässnetz durch ein Gefäss, welches der freien Kante der Herzblase entlang heruntersteigt.

Die Herzblase wirkt vermöge ihrer ventralen dem centralen Blutraum aufliegenden Wand propulsatorisch. Als ihre Function wird die betrachtet, das Blut durch die engen Blutbahnen des Glomerulus hindurch und durch die abführenden Eichelgefässe hindurch schliesslich in den ventralen Gefässstamm des Rumpfes zu treiben.

Wenn die Eichelporen zur Aufnahme von Wasser behufs Schwellung der Eichel dienen, so liegt gewiss der Gedanke nahe, dass der Glomerulus (er wurde früher auch als Eichelkieme bezeichnet) unbeschadet weiterer unbekannter Functionen auch respiratorisch thätig sei.

5) Die abführenden Eichel- und Kragengefässe. Nachdem diese aus den hinteren Zipfeln der beiden seitlichen Haupttheile des Glomerulus ihren Ursprung genommen haben, wenden sie sich, einander sehr genähert, ventralwärts, durchsetzen das Chondroidealgewebe des Eichelhalses und treten im vorderen und oberen Bezirk der Kragenregion in die beiden Gefässfalten ein, in deren Grenzmembran sie, sich in einen bald reicheren, bald weniger reichen Plexus auflösend, verlaufen. Dieser Verlauf entspricht selbstverständlich dem Verlaufe der Gefässfalten, die von den Gefässen, welche sie führen, ihren Namen erhalten haben. Bei Schizocardium, Balanoglossus und Glandiceps, wo die beiden Gefässfalten in schräger Richtung bis zur ventralen Medianlinie des hinteren Kragenrandes hinabsteigen, bilden sie ebenfalls eine schräggestellte Gefässschlinge, deren beide Schenkel schliesslich in das Vorderende des Bauchgefässstammes des Rumpfes einmünden.

Bei Ptychodera hingegen, wo die Gefässfalten, im vorderen Theile der Kragenregion senkrecht heruntersteigend, um die Mundhöhle einen Ring bilden, der sich dann in eine medio-ventrale Falte fortsetzt, welche den Kragen bis zu seinem hinteren Ende durchzieht, bilden auch die abführenden Kragengefässe einen solchen Ring, der sich in ein medio-ventrales Kragengefäss fortsetzt, das am hinteren Ende der Kragenregion in das Bauchgefäss des Rumpfes übergeht.

Die Gefässe des Kragens unterscheiden sich von den Hauptstämmen des Rumpfes dadurch, dass sie keine Musculatur besitzen.

Ein in der Grenzmembran des Rumpf-Kragenseptums ringförmig verlaufender Spalt steht mit dem ventralen Gefässstamm in offener Verbindung.

6) Das Gefässcapillarnetz der Haut sowohl wie des Darmes steht im Rumpfe überall mit den Hauptgefässstämmen in Communication. Im Kragen wird ein Zusammenhang zwischen Haut- und Darmgefässnetz durch in den Mesenterien verlaufende Gefässnetze hergestellt. Wo Peripharyngealräume vorhanden sind (Ptychodera, Schizocardium) findet sich das Darmnetz in der peripheren, dem Kragencölom zugekehrten Wand der Räume. Unter allen Abschnitten des Darmes ist der Leberdarm durch die Dichtigkeit und den Blutreichthum seines Capillarnetzes ausgezeichnet.

Bei Ptychoderaarten ragen von der Rückenseite des Kragenmarkes, stellenweise auch vom dorsalen Septum, baumförmig verästelte, blind endigende Blutgefässsprossen in die Kragenhöhle vor.

7) Seitengefässstämme. Ptychodera. Es kommen 2 mit musculösen Wänden ausgestattete Seitengefässstämme vor, welche die Branchiogenital- und die Leberregion durchziehen. Sie nehmen vorn ihren Ursprung aus dem Gefässcapillarnetz der Haut, ziehen in den Submedianlinien nach hinten und treten in die Lateralmesenterien ein, in deren Grenzmembran sie verlaufen. Am hinteren Ende dieses Mesenteriums — an der Grenze zwischen Branchiogenital- und Leberregion — treten sie auf den Darm über, setzen sich in zwei dicht unterhalb der Lebersäckchen dem Darm entlang ziehende Gefässe fort und münden schliesslich in das Darmcapillarnetz ein. Die Seitengefässstämme stehen in ihrem vorderen Bezirk, den man als Genitalgefäss bezeichnen könnte, mit den Capillar-

netzen der Gonadewandungen in Communication. Aehnliche Seitengefässstämme kommen auch bei Schizocardium vor.

Bei Balanoglossus und Glandiceps finden sich — gewöhnlich in der Leberregion — 2 Seitengefässstämme des Darmes, die sich vorn und hinten in dessen Capillarnetz öffnen. Ihre Musculatur besteht bei Gl. aus Ring-, bei B. aus Längsfasern. Vielleicht entsprechen sie dem hinteren oder Darmtheile der Seitengefässstämme von Ptychodera.

8) Die Kiemengefässe. Die Verhältnisse sind am genauesten bei Ptychodera ermittelt worden. Es findet sich sowohl an den Kiemenzungen wie an den Kiemensepten in der Grenzmembran, welche das Kiemendarmepithel von dem ihm aussen anliegenden visceralen Blatte des Mesoderms trennt, ein Kiemencapillarnetz. In diesem Netz treten Gefässe von bestimmtem, constantem Verlauf und ansehnlicher Grösse hervor: 1) ein Gefäss an jedem Zungenrücken und 2) je ein Gefäss an der der Zungenhöhle zugekehrten Innenfläche einer jeden Zungenzinke, 3) ein Gefäss an der, der Körperwand zugekehrten Kante einer jeden Septalzinke. Diese letzteren Gefässe setzen sich nach unten mit dem Capillarnetz der unteren nutritorischen Partie des Kiemendarmes (des Oesophagus) in Verbindung und müssen wohl als abführende Gefässe der Kiemensepten bezeichnet werden.

Das Kiemencapillarnetz bezieht sein Blut aus zuführenden Kiemengefässen, die aus dem dorsalen Gefässstamm ihren Ursprung nehmen und sich (bei Ptychodera clavigera) folgendermaassen verhalten. Jedes zuführende Kiemengefäss theilt sich bald nach seinem Ursprung aus dem Rückenstamm in zwei, von denen das eine zur Zunge, das andere zum davorliegenden Kiemenseptum gehört. Das Zungengefäss theilt sich selbst wieder in zwei Aeste, welche sich in die beiden oben erwähnten Zungenzinkengefässe fortsetzen.

Man weiss nichts über die Art und Weise, in welcher das Blut wieder aus den Kiemenzungen abgeleitet wird.

X. Die Gonaden.

Die Enteropneusten sind getrennt-geschlechtlich. Die Gonaden sind einfache oder verästelte Säcke von verschiedener Gestalt, welche in die Leibeshöhle des Rumpfes hineinragen, gegen dieselbe aber vollständig abgeschlossen sind. Sie bilden jederseits eine ansehnliche Längsreihe in der Genitalregion des Rumpfes, die aber gegen die vorausgehende Branchialregion und die nachfolgende Leberregion nicht scharf abgegrenzt ist. Am hinteren Ende jeder Gonadenreihe findet beständig eine Neubildung von Gonaden statt.

Die Gonadensäcke münden durch einfache Ausführungsgänge und Genitalporen nach aussen, welche immer dorsalwärts in den Submediallinien, dicht neben den Kiemenporen, lateralwärts von diesen, gelegen sind.

Diese in der Submedianlinie lateralwärts von den Kiemenporen ausmündenden Gonaden bilden die Reihe der Hauptgonaden, und ihre Poren sind die primären Hauptporen.

Es herrscht bisweilen eine gewisse Uebereinstimmung zwischen der Zahl der Gonadenporen und der Zahl der Kiemenporen.

Die Verhältnisse der Gonaden können sich compliciren.

A. Ein und derselbe Gonadensack kann sich durch accessorische Genitalporen, die entweder medialwärts oder lateralwärts vom Hauptporus liegen, nach aussen öffnen.

Solche accessorische Genitalporen finden sich bei Schizocardium brasiliense und Glandiceps talaboti, bei letzterer Form in grosser Menge.

B. Neben den Hauptgonaden können Nebengonaden vorkommen, welche durch secundäre Genitalporen nach aussen münden.

Bei Balanoglossus Kupfferi bilden solche Nebengonaden eine complete, der Hauptreihe auf ihrer medialen Seite parallel verlaufende Nebenreihe. Aehnlich verhält sich Glandiceps talaboti, doch ist hier die Nebenreihe nicht unterbrochen. Bei Balanoglossus canadensis kommen ebenfalls sowohl Hauptgonaden als mediale Nebengonaden vor, die einen wie die anderen in mehrfacher Reihe. Die Poren aller Gonaden liegen in den muskelfreien Submediallinien, die hier zu breiten Streifen verbreitert sind.

Wenn bei Ptychoderaarten Nebengonaden vorkommen (Pt. aurantiaca, bahamensis, erythraea), so liegen ihre Poren immer lateralwärts von den Hauptporen.

Was die Structur der Gonaden anbetrifft, so bestehen sie 1) aus einer der Cölomhöhle zugekehrten und zu dieser gehörigen Wand, bestehend aus einem platten Epithel und feinen Längsmuskelfasern, und 2) einer mächtigen inneren Keimschicht, die aus Keimzellen und Deck- oder Follikelzellen besteht und sich in das Epithel des Ausführungsganges fortsetzt.

Zwischen den beiden Schichten liegt 3) die Grenzmembran, in welcher entweder ein reiches Blutcapillarennetz entwickelt ist oder welche durch einen zusammenhängenden spaltförmigen Blutraum in die beiden Lamellen auseinanderweicht.

Die Herkunft der Gonaden ist noch nicht sicher ermittelt. Während früher ihre Abstammung vom Ectoderm angegeben wurde, scheinen die neuesten Untersuchungen dafür zu sprechen, dass die Gonaden als locale Anhäufungen von das Blastocöl bevölkernden Zellen (Mesenchymzellen) auftreten. Jedenfalls ist die Verbindung der Gonaden mit dem Körperepithel durch den Ausführungsgang eine secundäre. Sie liegen anfänglich isolirt zwischen diesem und dem parietalen Blatte des Cöloms.

XI. Ontogenie.

Die Entwickelung der Enteropneusten ist entweder mit einer Metamorphose verbunden, indem eine pelagische Larve, die in mancher Beziehung an die Bipinnarialarve der Seesterne erinnernde (und anfangs auch für eine Echinodermenlarve gehaltene) Tornarialarve, zur Ausbildung gelangt; oder es ist die Entwickelung eine verkürzte, fast directe, indem zwar aus dem befruchteten Ei noch eine freie Larve hervorgeht, diese Larve aber am Meeresgrunde lebt und eine Anzahl der wichtigsten für die Tornaria charakteristischen Merkmale vermissen lässt.

A. Bau und Metamorphose der Tornarialarve.

Die ersten Entwickelungsstadien (Furchungs-, Gastrulationsstadien) sind unbekannt.

1) Aeussere Organisation. Die jüngsten beobachteten Larvenstadien (Fig. 846) sind annähernd eiförmig. An dem einen Pole, dem vorderen, findet sich ein Paar brauner Augenflecke, an dem anderen, dem hinteren, die Afteröffnung, in der Mitte einer Längsseite, der Bauchseite, der quer ausgezogene Mund. Die dünne, glashelle Haut ist nur im Bezirke von zwei Wimperschnüren verdickt, welche in gleich zu besprechender Weise ein etwas vertieftes Feld umgrenzen, in dessen Mitte der Mund liegt: das Oralfeld. Die Wimperschnüre sind durchaus bilateralsymmetrisch. Eine Wimperschnur, die präorale Wimperschnur, verläuft jederseits am vorderen, ventralen Rande des Oralfeldes nach vorn und oben zum Scheitel, wo die Augen liegen, und umgrenzt, das Oralfeld vorn abschliessend, ein Präoralfeld. Eine zweite Wimperschnur zieht vom Scheitel ungefähr in der Längsrichtung jederseits nach hinten, um nach der Bauchseite umzubiegen und hier hinter dem Munde in die Wimperschnur der anderen Körperseite überzugehen.

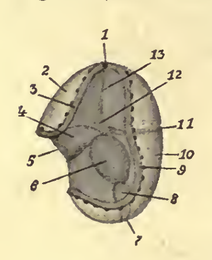


Fig. 846 **Sehr junge Tornaria Krohni**, von der Seite, nach SPENGEL. 1 Scheitelplatte mit Augen, 2 Präoralfeld, 3 präorale Wimperschnur, 4 Oesophagus, 5 Mund, 6 Magendarm, 7 After, 8 Enddarm, 9 postorale Wimperschnur, 10 Postoralfeld, 11 Eichelporus, 12 Eichelcölom, 13 Scheitelmuskel.

Diese postorale Wimperschnur bildet die dorsale und hintere Grenze des Oralfeldes und umsäumt ein Postoralfeld, welches den Rücken und den hinteren Bezirk des Larvenkörpers umfasst, in welchem der After liegt. Am Scheitelpole vereinigt sich auf eine ganz kurze Strecke die präorale und die postorale Wimperschnur. Das von diesen beiden Wimperschnüren eingefasste Mundfeld hat die Gestalt eines queren Sattels, der jederseits nach dem Scheitel ausgezogen ist.

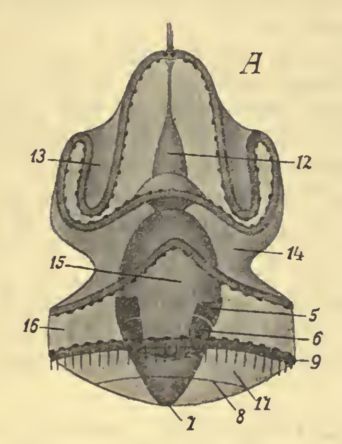
Die nächste, auffallende Veränderung, die nun äusserlich bemerkbar wird, besteht in dem Auftreten eines senkrechten Wimperringes, welcher den hinteren Theil des Postoralfeldes umzieht. Das ist der Hauptwimperring (Fig. 847_9). Durch ihn wird das Postoralfeld gesondert in einen vorderen und einen hinteren Bezirk. Der hintere ist das Analfeld mit dem After im Centrum. Am vorderen Bezirk kann man das Dorsalfeld von dem Ventralband unterscheiden. Hinter dem Hauptwimperring kann ein zweiter, schwächerer analer Wimperring auftreten (Fig. 847_8).

Bei den nun weiter folgenden äusseren Umgestaltungen der Larve bleibt das Analfeld, welches von dem sich mächtig entwickelnden Hauptwimperring umsäumt wird, fast unverändert, während das Mundfeld, die präorale und die postorale Wimperschnur vor sich her drängend, symmetrische Ausbuchtungen (Fig. 847) in das Präoral- und in das Postoralfeld hinein entsendet, als da folgende sind:

Von den vorderen und seitlichen bis zum Scheitel reichenden Zipfeln des Oralfeldes dringen zwei Ausbuchtungen, eine rechts und eine links, nach hinten und ventralwärts in das Präoralfeld vor (13), zwei andere nach hinten und dorsalwärts in jenen Bezirk des Postoralfeldes, der oben als Dorsalfeld bezeichnet wurde (2).

Dadurch bekommt die Larve, vom Scheitelpol aus betrachtet, vorübergehend einen vierstrahligen Habitus.

Vom seitlichen und dorsalen Bezirk des Oralfeldes dringen zwei Ausbuchtungen dorsalwärts vor (4). Vom hinteren, seitlichen Rande aus können sich zwei unansehnliche Ausbuchtungen nach hinten erstrecken. Das Ventralband aber wölbt sich ventralwärts nach vorn gegen das Mundfeld vor (15).



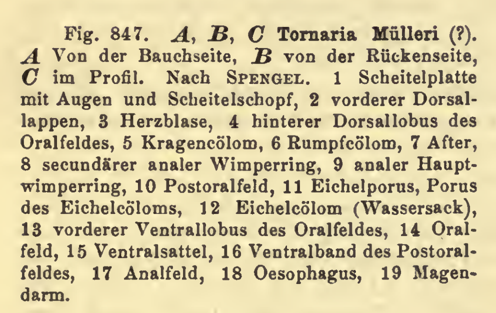
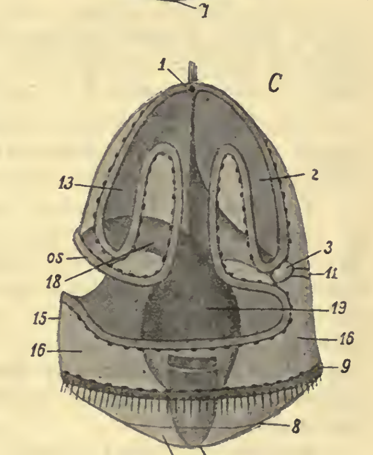


Fig. 847. *A*, *B*, *C* **Tornaria Mülleri** (?). *A* Von der Bauchseite, *B* von der Rückenseite, *C* im Profil. Nach Spengel. 1 Scheitelplatte mit Augen und Scheitelschopf, 2 vorderer Dorsallappen, 3 Herzblase, 4 hinterer Dorsallobus des Oralfeldes, 5 Kragencölom, 6 Rumpfcölom, 7 After, 8 secundärer analer Wimperring, 9 analer Hauptwimperring, 10 Postoralfeld, 11 Eichelporus, Porus des Eichelcöloms, 12 Eichelcölom (Wassersack), 13 vorderer Ventrallobus des Oralfeldes, 14 Oralfeld, 15 Ventralsattel, 16 Ventralband des Postoralfeldes, 17 Analfeld, 18 Oesophagus, 19 Magendarm.



Durch diese Veränderungen wird der besondere, durch die Figuren erläuterte, ausgebuchtete Verlauf der präoralen und der postoralen Wimperschnur bedingt.

Die Wimperschnüre können sich noch weiter falten. Im höchsten Grade geschieht dies bei der fast bis 1 cm gross werdenden Tornaria Grenacheri, wo die vorderen ventralen und vorderen dorsalen Ausbuchtungen des Oralfeldes sich an ihrem die Wimperschnur tragenden Rande zu zahlreichen, langen und schmalen, frei vorragenden, tentakelförmigen Nebenlappen ausbuchten.

Am Scheitel, auf der hier sich differenzirenden, augentragenden Scheitelplatte hat sich frühzeitig ein Schopf zarter, unbeweglicher Wimperhaare ausgebildet.

Die Larve schwimmt so, dass der vordere oder Scheitelpol nach oben, der Analpol nach unten gerichtet ist.

Die Metamorphose der Tornarialarve zum jungen Enteropneusten ist äusserlich von folgenden Vorgängen begleitet.

Der Körper streckt sich in die Länge, und sein präoraler Abschnitt zieht sich zu der Eichel aus, an deren Spitze die Augen noch eine Zeit lang sichtbar bleiben, bis sie mitsammt der Scheitelplatte und dem Wimperschopf degeneriren.

Die präoralen und die postoralen Wimperschnüre degeneriren, dafür bedeckt sich der ganze Körper mit Wimpern.

Der Hauptwimperkranz (Fig. 848) erhält sich noch ziemlich lange. Dadurch, dass das Afterfeld ebenfalls in die Länge wächst, wird er zu einem den Körper ungefähr in der halben Länge zwischen Mund und After umgürtenden Ringe. Eine Ringfurche zwischen ihm und der Eichelbasis ist das erste Anzeichen der hinteren Umgrenzung der Kragenregion.

Das gesammte Ectoderm des Oralfeldes degenerirt während der Metamorphose, und es geht das Körperepithel ausschliesslich aus dem Ectoderm des Präoral-, des Postoral- und des Analfeldes hervor, welches an Dicke zunimmt. Diese Erscheinung zusammen mit der Längsstreckung der Larve bedingt eine sehr bedeutende Verkleinerung des Körperquerschnittes, welche wesentlich dazu beiträgt, die Larvenhaut der parietalen Wandung der Cölomblasen zu nähern.

2) Anatomisches. Die Scheitelplatte der Tornarialarve, welche später vollständig degenerirt, besteht aus einer dorsalen und einer ventralen Hälfte. In der Tiefe der besonders stark verdickten dorsalen Hälfte findet sich eine Nervenfaserschicht.

Das Centrum der Scheitelplatte wird von einer kleinen Gruppe langer, schmaler Sinneszellen gebildet, welche zarte, unbewegliche Wimpern (Sinneshaare) tragen.

Die beiden der Scheitelplatte eingebetteten Augen sind Augengruben, deren Boden von an der Basis pigmentirten Zellen (Retinazellen?) gebildet wird. Die Augengrube wird erfüllt von einer klaren Substanz, welche eine Fortsetzung der die Scheitelplatte bekleidenden Cuticula darstellt und als Linse bezeichnet wurde. Die beiden Augengruben sind mit ihren Oeffnungen divergirend nach vorn und seitwärts gerichtet. In ihrer Umgebung findet sich in der Scheitelplatte eine tiefere Schicht von Elementen, die als Ganglienzellen gedeutet worden sind.

Der Darmkanal. Schon die jüngsten beobachteten Larven besassen die für alle Larvenstadien charakteristische Sonderung des Darmes in Oesophagus, Mitteldarm oder Magen und Enddarm.

Der Oesophagus steigt senkrecht in die Höhe. Er ist eine abgeplattete, mit einer Ringmuskelschicht ausgestattete Röhre, deren verdickte dorsale und ventrale Wand wimpern.

Der Magen ist ein ansehnlicher, eiförmiger Sack, dessen Axe horizontal gestellt ist und in dessen vorderen Pol der Oesophagus einmündet. Die Epithelzellen des Sackes sind anfänglich niedrig, später werden sie hoch: der anfangs dünnhäutige Magen bekommt eine dicke Wand. Diese ist wahrscheinlich, mit Ausnahme von zwei Stellen, unbewimpert. Ein Wimperpolster findet sich ventralwärts am Mageneingang und es ist der Magenausgang von langen Haaren umstellt, die vielleicht als Reusenapparat wirken.

Der Enddarm ist bei den jüngsten Larven ein annähernd cylindrischer, dünnwandiger Schlauch. Später bläht sich sein vorderer Theil auf: der Enddarm wird trichter- oder kegelförmig; und indem die Communicationsöffnung mit dem Magen klein bleibt, bekommt er eine sich der Hinterwand des Magens anliegende, ansehnliche Vorderwand, in deren Mitte eben jene Oeffnung liegt. Dicht vor der Afteröffnung ist ein Gürtel von Zellen mit Cilien ausgestattet.

Bildung der Kiemen. Die Bildung des ersten Kiemenpaares geschieht kurz vor oder nach der Metamorphose. Am Hinterende des Oesophagus treten zwei seitliche Blindsäckchen an demselben auf, die gegen die Haut vorwachsen und unter Bildung des äusseren Kiemenporus seitlich dorsal nach aussen durchbrechen. Die in den Oesophagus führende Oeffnung dieser Kiemendivertikel ist anfänglich rund, später wird sie U-förmig, indem eine kleine Ausstülpung der seitlich dorsalen Darmwand in das Kiemendivertikel vorwächst. Es ist dies die Anlage der Kiemenzunge.

Bei der Tornaria Agassizi wurde beobachtet, dass die Poren des zweiten Kiemenpaares früher entstehen, als die des ersten.

Sonst legen sich die neu auftretenden Kiemenpaare immer hinter dem zuletzt gebildeten an; dabei geht der fortwachsende Schlund, der so in seinem hinteren Theil zum Kiemendarm wird, von der vertikalen in eine horizontale Lage über.

Auch noch beim erwachsenen Thiere findet am Hinterende der Kiemenregion eine beständige Neubildung von Kiementaschen statt und zwar nach dem Muster der Entwickelung der ersten Kiemen bei der Larve.

Die Kragenpforten entwickeln sich, kurz bevor das zweite Kiemenpaar angelegt wird, höchst wahrscheinlich als nach vorn gegen die Kragenhöhle zu gerichtete Ausstülpungen der vorderen Wand der ersten Kiemensäcke nahe dem äusseren Porus.

Die erste Anlage des Eicheldivertikels der Mundhöhle wurde bei Tornaria Agassizi als eine kleine, nach vorn gerichtete Aussackung der vorderen Wand des Larvenoesophagus, ganz dicht über dem Munde, beobachtet.

Das Eichelcölom. Die Anlage des Eichelcöloms ist bis jetzt nicht mit wünschenswerther Genauigkeit beobachtet worden. Nach einer Beobachtung würde sie als eine Ausstülpung des Darmes an der Grenze von Oesophagus und Magen auftreten.

Auf den jüngsten genau beobachteten Stadien stellt das Eichelcölom (der sogenannte Wassersack der Larve) einen nahezu cylindrischen, in seiner inneren Hälfte nur wenig erweiterten, von plattem Epithel ausgekleideten Schlauch dar, welcher sich mit seinem inneren Ende an die Vorderwand des Oesophagus anheftet, nahe der Mündung desselben in den Magen. Dabei greift er mit zwei Zipfeln (den Zügeln) rechts und links auf die Seitenwände des Oesophagus über, er reitet gewissermaassen auf diesem. Vom Oesophagus aus steigt der Schlauch, das Blastocöl durchsetzend, fast senkrecht in die Höhe. Kurz bevor er die dorsale Ectodermwand erreicht, setzt er sich in ein kurzes, innen bewimpertes Rohr mit plötzlich verändertem Charakter des Epithels fort, welches durch einen Porus nach aussen mündet. Dieses kurze, von Cylinderepithel ausgekleidete Rohr ist die Anlage der Eichelpforte, der Porus ist der Eichelporus.

Der Eichelcölomschlauch ist in der durch die Figur 847 erläuterten

Weise an der Scheitelplatte durch einen Strang aufgehängt, der aus contractilen Fasern besteht, die von einer kernhaltigen Hülle, einer Fortsetzung der Wand des Wassersackes, umhüllt sind. Die contractilen Fasern dieses Stranges setzen sich in die den Oesophagus zwischen sich fassenden Zipfel oder Zügel des Wassersackes fort.

Das weitere Schicksal des Wassersackes ist kurz folgendes. Er bläht sich auf und wird bald aus einem senkrecht stehenden Schlauch zu einer Blase, deren Wandung bei der Metamorphose unter fortschreitender Verkürzung und schliesslichem vollständigen Schwunde des musculösen Scheitelstranges sich grösstentheils als parietale Wand des Eichelcöloms an das Körperepithel des vorderen oder Eichelabschnittes des Körpers anlegt.

Wie die Epithelwände des Wassersackes sich zu der Eichelmusculatur differenziren, kann hier nicht geschildert werden.

Herzblase. Ueber die erste Anlage der Herzblase sind die Angaben widersprechend. Auf dem jüngsten von dem neuesten Untersucher beobachteten Stadium stellt sie einen kleinen, vom Ectoderm nicht gesonderten Zellenkörper (mit einem kleinen Hohlraum im Innern) dar, der also ectodermaler Herkunft wäre. Diese Anlage liegt rechts vor und neben dem Eichelporus. Der Körper wird zu einem Bläschen, schnürt sich vom Ectoderm ab, sinkt in die Tiefe und legt sich an den Wassersack rechtsseitig an. An seiner ventralen Wand entwickeln sich quere Muskelfasern. Der Wassersack bildet sodann hintere Aussackungen, welche die Herzblase auf der rechten dorsalen und auf der ventralen Seite umwachsen. So kommen die beiden dorsalen hinteren und der ventrale hintere Abschnitt des Eichelcöloms zu Stande. Die Herzblase bleibt aber immer auf ihrer Unterseite von der Rückenwand der ventralen hinteren Ausstülpung des Wassersackes durch einen Zwischenraum getrennt, in welchen von hinten her das Eicheldivertikel der Mundhöhle hineinwächst, doch so, dass zwischen ihm (dem Eicheldivertikel) und der darüberliegenden Herzblase ein Zwischenraum übrig bleibt, der frühzeitig mit Blut erfüllt erscheint: der centrale Blutraum der Eichel.

Die Cölomsäcke des Kragens und des Rumpfes. Beide scheinen bei der Tornaria aus einer gemeinsamen Anlage hervorzugehen und zwar in folgender Weise. Die Kante, an welcher die Vorderwand des Enddarmes in seine Seitenwände umbiegt, zieht sich rechts und links nach vorn zu einer hohlen Tasche, oder in anderen Fällen zu einer soliden doppelschichtigen Platte aus, welche sich dem Magen anlegt, vom Ectoderm aber durch einen grösseren Abstand getrennt ist. Diese beiden Taschen oder Platten schnüren sich von ihrem Mutterboden, dem Enddarm, los und umwachsen dorsalwärts und ventralwärts den Magen. Von jeder schnürt sich — aller Wahrscheinlichkeit nach — ein vorderer Theil ab. Dieses vordere Taschen- oder Plattenpaar ist die Anlange der Eichelcölomsäcke, das hintere, das sich erst sekundär zu Seiten des Enddarmes nach hinten erstreckt, die Anlage der Rumpfcölomsäcke (Fig. 848). Diese beiden Cölome sind also Enterocöle. Wo die ersten Anlagen der Cölome solide doppelschichtige Platten sind, entsteht in ihnen bald durch Auseinanderweichen der beiden Schichten ein Spaltraum. Immer fangen diese schmalen Räume — mögen sie von Anfang an vorhanden sein oder sich erst nachträglich bilden — zu Ende der Larvenperiode an sich auszudehnen. Die beiden Paar Cölomanlagen werden blasenförmig. Die äussere Wand legt sich, indem sich in der oben besprochenen Weise der Querschnitt der in die Länge wachsenden Larve bei der Metamorphose

verkleinert, an das Körperepithel an und liefert den Hautmuskelschlauch. Die innere Wand liegt dem Darme auf und stellt das viscerale Blatt der Cölomsäcke dar. Da, wo der rechte und linke Rumpfcölom- und der rechte und linke Kragencölomsack bei der Umwachsung des Darmes in der dorsalen und ventralen Medianebene zusammenstossen, bilden sie das dorsale und ventrale Mesenterium.

Diese Vorgänge gehen selbstverständlich Hand in Hand mit einer fortschreitenden Reduction des Blastocöls, welches eine anfangs geringe, später grössere Anzahl von Zellen unbekannten Ursprungs, Mesenchymzellen, enthält. Die übrig bleibenden Reste der Furchungshöhle stellen das Blutgefässsystem der Enteropneusten dar.

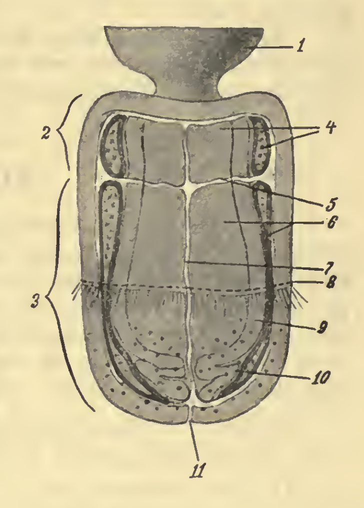


Fig. 848. Kragen und Rumpf eines soeben verwandelten Enteropneusten (Tornaria Krohni), von der Bauchseite, nach SPENGEL. 1 Eichel, 2 Kragen, 3 Rumpf, 4 Kragencölom, 5 Kragenrumpfseptum, 6 Rumpfcölom, 7 ventrales Mesenterium, 8 Hauptwimperkranz, 9 Mitteldarmwand, 10 Enddarmwand, 11 After.

Nervensystem. Kurz vor Abschluss der Metamorphose treten als locale Differenzirungen des Körperepithels, in dessen Tiefe sich iine Nervenfaserschicht bildet, die beiden longitudinalen Nervenetämme auf. Auch das Kragenmark liegt anfänglich oberflächlich sn der Haut und ist weiter nichts als die Kragenportion des dorsalen, epithelialen Längsstammes. Erst später gelangt dieser Theil in die Tiefe, nach neueren Untersuchungen durch einen Vorgang, welcher an die Einsenkung und Abschnürung des Neuralrohres der Wirbelthiere erinnert.

Gonaden. Ueber die Entwickelung derselben wurde schon oben, im anatomischen Abschnitte, das Nöthige gesagt.

B. Die annähernd directe Entwickelung von Balanoglossus Kowalevskii.

Wir heben nur einige Hauptpunkte hervor. Die Furchung ist eine totale und äquale und führt zur Bildung einer Coeloblastula, aus welcher durch Invagination eine Coelogastrula wird. Diese bedeckt sich mit Wimpern, und um den sich verengenden und schliesslich ganz schliessenden Blastoporus bildet sich ein Wimperring, welcher dem Hauptwimperring der Tornarialarve entspricht: zu dieser Zeit schlüpft die am Meeresgrunde fortlebende Larve aus der Eihülle, ohne je die Gestalt und die charakteristischen Wimperschnüre der Tornaria zu erhalten.

Wichtig sind die nun vor sich gehenden Sonderungen am Urdarm. Sein vorderer Theil schnürt sich als eine quergelagerte, halbmondförmige Blase ab, welche den ganzen vordersten Theil des Blastocöls usurpirt und zum Eichelcölom wird, das also nach diesen Beobachtungen ein Enterocöl ist. Vom übrigen Theil des Urdarmes schnüren sich zwei Paar seitlicher Ausstülpungen ab, von denen das vordere die Anlage des Kragencöloms, das hintere die Anlage des Rumpfcöloms darstellt.

Das Blastocöl ist von Anfang an sehr wenig ausgedehnt.

Der Mund soll durch einen einfachen Durchbruch des Darmes nach aussen, der After an der Stelle des ursprünglichen Blastoporus in derselben Weise entstehen, so dass die ganze Darmwand entodermalen Ursprungs wäre.

Auf die Darstellung der weiteren Entwickelungsvorgänge bei B. Kowalevskii verzichten wir hier und verweisen auf das über die Organbildung bei den Tornarialarven Gesagte.

XII. Phylogenie.

Die systematische Stellung der Enteropneusten muss auch heute noch, oder vielleicht besser, heute wieder, als eine durchaus unsichere bezeichnet werden. Jedenfalls sind die Enteropneusten mit keiner einzigen grösseren Thierabtheilung näher verwandt. Seit langem sind besonders die Verwandtschaftsbeziehungen zu den Chordaten, den Echinodermen, den Nemertinen, in neuerer Zeit auch diejenigen mit Cephalodiscus und Rhabdopleura, erörtert worden.

A. Die Chordatenverwandtschaft der Enteropneusten. Diese wurde in folgender Weise näher zu begründen versucht.

1) Die Chordata und Enteropneusten zeigen mit Bezug auf die Kiemen eine sehr weitgehende, ausserordentlich wichtige, Uebereinstimmung, die sich bis auf Einzelheiten (Kiemenzungen, Kiemenskelet, Synaptikel) erstreckt, wenn man die Amphioxuskiemen zum Vergleich herbeizieht.

2) Das Eicheldivertikel der Enteropneusten ist nach Bau und Herkunft der Chorda der Chordaten vergleichbar.

3) Das Eichelskelet der Enteropneusten entspricht der Chordascheide.

4) Die Leibeshöhlen sind bei beiden Gruppen enterocölen Ursprungs, das Eichelcölom entspricht der vorderen unpaaren Mesodermblase von Amphioxus.

5) Das Kragenmark von Balanoglossus entspricht dem Rückenmark der Chordata und es entsteht in ähnlicher Weise durch Einsenkung und Ueberwallung wie das Neuralrohr der Wirbelthiere.

Die neuesten Untersuchungen nun haben Resultate ergeben, welche diesen angenommenen Homologien ungünstig sind.

1) Die grosse Aehnlichkeit der Kiemen der Enteropneusten mit denjenigen des Amphioxus in der feineren Structur bleibt bestehen, der im Einzelnen Punkt für Punkt durchgeführte Vergleich lässt aber an einer wirklichen Homologie zweifeln und scheint zur Annahme zu nöthigen, dass hier eine allerdings sehr auffällige Convergenzerscheinung vorliege.

Es müssen des Ferneren folgende Ueberlegungen gemacht werden. Die zum Vergleich herangezogenen Kiemen des Amphioxus legen sich anfänglich segmental an, während die Kiemen der Enteropneusten wohl in Längsreihen stehen, aber der unsegmentirten Rumpfregion angehören.

Die Kiemen der Chordaten erhalten ihr Blut vom ventralen, diejenigen der Enteropneusten vom dorsalen Gefässstamm.

Sollte es sich herausstellen, dass der Larvenschlund der Enteropneusten aus einer Ectodermeinstülpung hervorgeht, ein Stomodaeum ist, so würden die Kiemen der Enteropneusten in einem ectodermalen Darm-

bezirk liegen, im Gegensatz zu den Vertebraten, wo sie einem entodermalen Darmbezirk angehören.

2) Das Eicheldivertikel ist eine präorale Ausstülpung der Wand der Mundhöhle und von Epithel ausgekleidet. Eine Uebereinstimmung mit dem Chordagewebe ist nicht vorhanden. Zudem ist es sehr fraglich, ob die Mundhöhle und mit ihr das Eicheldivertikel eine entodermale Bildung ist. Das Eicheldivertikel liegt unter der Fortsetzung des dorsalen Blutgefässstammes (unter dem centralen Blutraum der Eichel), die Chorda der Vertebraten liegt dagegen über dem dorsalen Blutgefässstamm (Aorta). An eine Homologie beider ist nicht zu denken.

3) Das Eichelskelet, als verdickte Grenzmembran, liesse sich höchstens mit der inneren cuticularen Chordascheide vergleichen.

4) Die Leibeshöhle ist, abgesehen von den Enteropneusten und Chordaten, noch in sehr verschiedenen Abtheilungen des Thierreichs (constant oder ausnahmsweise) ein Enterocöl. Die Cölomblasen (Mesodermbläschen, Urwirbel) der Wirbelthiere zeigen eine segmentale Anordnung, welche der Metamerie der übrigen Organe entspricht, während bei den Enteropneusten eine solche Beziehung in keiner Weise vorhanden ist.

5) Das Kragenmark der Enteropneusten ist nur die vordere Fortsetzung des dorsalen Nervenstranges des Rumpfes. Es senkt sich erst in die Tiefe, wenn es schon in allen Theilen gebildet ist. Der dem dorsalen gleichwerthige ventrale Nervenstrang der Enteropneusten existirt bei den Chordaten nirgends.

Im Ferneren muss Folgendes betont werden:

Die Gonaden von Amphioxus legen sich segmental an und entstammen dem Endothel der Leibeshöhle, während die Gonadenreihen der Enteropneusten in einer unsegmentirten Region liegen. Die letzte Herkunft der Enteropneustengonaden ist freilich unbekannt, doch liegen ihre Anlagen sehr frühzeitig im Blastocöl. Die Art der Entleerung der Geschlechtsproducte ist in beiden Gruppen durchaus verschieden.

Das Blut strömt bei den Chordaten im dorsalen Gefäss von vorn nach hinten, im ventralen von hinten nach vorn; bei den Enteropneusten umgekehrt.

Ein Vergleich der beiden Kragenpforten der Enteropneusten mit dem vordersten Nephridienpaar von Amphioxus könnte erst nach Kenntniss der Entwickelung Werth haben. Die Wahrscheinlichkeit ist für eine ectodermale Entstehung der ersteren, eine mesodermale des letzteren.

Die Tornarialarve liefert keinerlei Anhaltspunkte für einen Vergleich mit Chordaten.

Ein Rückblick auf das Gesagte ergiebt, dass sich eine Verwandtschaft der Enteropneusten und Chordaten zur Zeit in keiner Weise wahrscheinlich machen lässt.

B. Die Nemertinenverwandtschaft der Enteropneusten ist so ausserordentlich problematisch, dass sie hier nicht discutirt werden kann.

C. Die Annelidenverwandtschaft der Enteropneusten. Der Versuch, die Enteropneusten mit den Anneliden in, wenn auch entfernte, genetische Beziehungen zu bringen, stützt sich hauptsächlich auf einen Vergleich der Larvenformen. Es wird auf folgende Merkmale der Trochophora- und Tornarialarve hingewiesen.

Uebereinstimmung der Scheitelplatte, der Scheitelsinnesorgane und der sich an die Scheitelplatte anheftenden Muskeln. Uebereinstimmung in der Gliederung des Darmes, wobei angenommen wird, dass der Vor-

derdarm der Tornaria ein ectodermales Stomodaeum, der Enddarm ein Proctodaeum sei. Vergleich der 2 Paar Cölomsäcke mit zwei vorderen Paaren von Mesodermblasen.

Der Vergleich der Wimperapparate bietet Schwierigkeiten. Indem der Trochophora typisch drei Wimperkränze, ein präoraler (das Scheitelfeld mit der Scheitelplatte umkreisender), ein postoraler und ein präanaler zugeschrieben werden, vergleicht man den Hauptwimperkranz der Tornaria mit dem präanalen Wimperkranz der Trochophora und nimmt an, dass der Tornaria, sowohl der präorale als auch der postorale Wimperkranz der Trochophora fehlen. Gerade deshalb, weil der präorale Wimperkranz bei der Tornaria fehle, sei der präanale als Hauptwimperkranz stärker ausgebildet.

Die präorale Wimperschnur der Tornaria lässt sich deshalb nicht mit dem präoralen Wimperkranz der Trochophora vergleichen, weil sie die Scheitelplatte nicht umkreist. Diese letztere liegt vielmehr ausserhalb des Scheitelfeldes, an einer dem Munde gegenüberliegenden Stelle des Oralfeldes; die präorale Wimperschnur streicht vor ihr vorbei.

Verglichen mit der Hauptwimperschnur, wird der prä- und postoralen deshalb eine geringere morphologische Bedeutung zugeschrieben, weil sie der nicht pelagischen Larve von Balanoglossus Kowalevskii fehlt, während ihr die Hauptwimperschnur zukommt.

Bei einem Vergleich der Tornaria- mit der Trochophoralarve muss aber gewiss auf folgende Differenzen Gewicht gelegt werden:

1) Die Trochophora besitzt typisch ein Urnierenpaar, das der Tornaria fehlt.

2) Die Tornaria hat ein präorales Cölom, welches der Trochophora fehlt.

Wenn man nun auch die Organisation der erwachsenen Thiere in die Discussion über die Verwandtschaft der Ringelwürmer und Enteropneusten hineinzieht, so stellen sich einem näheren Vergleich unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen. Nur im Blutgefässsystem herrscht eine fundamentale Uebereinstimmung: dorsales und ventrales Längsgefäss mit in beiden Gruppen identischer Stromrichtung. Dem Vergleiche des Nervensystems der Enteropneusten mit dem der Anneliden stehen aber ähnliche Schwierigkeiten entgegen, wie einem Vergleich mit dem Wirbelthiernervensystem. Die Kiemen sind in beiden Gruppen durchaus heterogen. Die typischen Annelidennieren fehlen den Enteropneusten, denn die Kragenpforten, die wahrscheinlich ectoblastischen Ursprungs sind, können wohl kaum als ein Nephridienpaar betrachtet werden.

Und so muss uns auch die Annelidenverwandtschaft der Enteropneusten im besten Falle als eine ausserordentlich entfernte erscheinen.

D. Die Echinodermenverwandtschaft der Enteropneusten.

Die Annahme dieser Verwandtschaft gründet sich auf die Uebereinstimmung der Larvenformen. Die Aehnlichkeit der Tornaria speciell mit der Bipinnarialarve der Seesterne ist in der That eine so auffallende, dass die ersten Beobachter der Tornaria nicht daran zweifelten, dass sich diese Larve in ein Echinoderm verwandle.

Bei einem näheren Vergleiche ergiebt sich Folgendes:

1) Orientiren wir die Tornaria- und Bipinnarialarve unter Berücksichtigung der Lage von Mund und After in der nämlichen Weise, so

ergiebt sich eine auffällige Uebereinstimmung in der Conformation der Körperbezirke und der sie begrenzenden Wimperschnüre (Fig. 849). Bei beiden finden wir eine gesonderte präorale Wimperschnur in identischer Lage, ein Präoralfeld umsäumend. Bei beiden können wir ein hinter diesem liegendes vertieftes Oralfeld mit dem Munde in der ventralen Mitte unterscheiden. Die postorale Wimperschnur der Tornaria entspricht der grossen circumoralen der Bipinnaria. Der hinter dieser Wimperschnur liegende Körperbezirk nimmt bei beiden einen grossen Theil der Rücken-Hinterseite des Körpers in Anspruch; in ihm liegt der After.

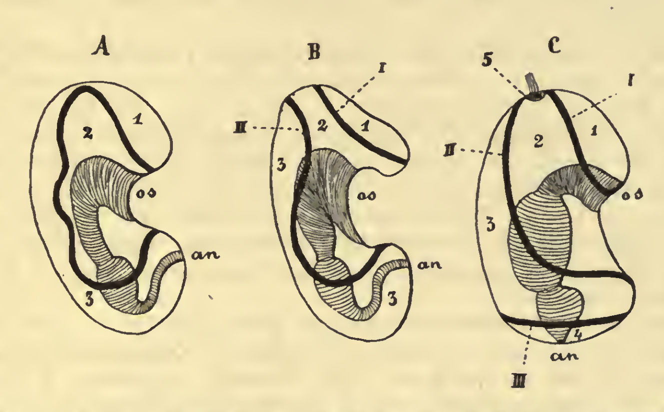


Fig. 849. *A*, *B*, *C* **Auricularia, Bipinnaria und Tornaria (Enteropneustenlarve)**, von der rechten Seite, schematisch. 1 Scheitelfeld, 2 Oralfeld, 3 Postoralfeld, 4 Analfeld, *I* präorale, *II* circumorale, *III* anale oder Hauptwimperschnur, 5 Scheitelplatte, *os* Mund, *an* After.

2) Während bei der Tornaria im Postoralfeld des Körpers ein grosser Wimperring ein Analfeld abgrenzt, fehlt ein solcher Wimperring bei der Bipinnaria.

3) Die im Scheitelfeld der Tornaria so scharf markirte Scheitelplatte mit den beiden Augen und dem Scheitelschopf fehlt der ausgebildeten Bipinnaria. Doch dürfen wir dieser Thatsache jetzt nicht mehr eine allzu grosse Bedeutung beimessen, seitdem etwas wie eine Scheitelplatte (Ectodermverdickung mit längeren Cilien) am Scheitel ganz junger Asteroiden- und Echinoidenlarven beobachtet, und eine Scheitelplatte mit Nervenfaserschicht, Ganglienzellen und Cilienschopf, freilich ohne Augen, im Scheitel der Antedonlarve nachgewiesen ist.

4) Der Darm der Tornaria zeigt eine ganz ähnliche Gliederung wie der der Echinodermenlarven: Oesophagus, Magendarm, Enddarm. Ob aber diese drei Abschnitte einander in beiden Abtheilungen entsprechen, ist zunächst noch so lange unsicher, als über die Herkunft von Oesophagus und Enddarm völlige Sicherheit nicht erzielt ist. In dieser Beziehung sind die Echinodermen in der gleichen Lage wie die Enteropneusten.

Was den Schlund anbetrifft, so ist derselbe bei den Echinodermen nach den Angaben der Beobachter bald ein ectodermales Stomodaeum, bald ein Abschnitt des Urdarms. Das letztere soll auch nach den neuesten Beobachtungen, z. B. bei den Holothurien, das erstere z. B. bei Antedon der Fall sein. Demnach wäre der Schlund nicht einmal bei den Echinodermenlarven homolog! Bei den Enteropneusten werden der

Angabe, dass der Larvenschlund ein Theil des Urdarmes sei, motivirte Zweifel entgegengesetzt.

Der Enddarm der Echinodermen ist nach den übereinstimmenden Angaben entodermal. Dasselbe wurde vom Enddarm der Enteropneusten behauptet, aber neuerdings stark angezweifelt.

5) Die Cölomverhältnisse der beiden Larvenformen würden ebenfalls eine grosse Uebereinstimmung zeigen, wenn wirklich, was die neuen Beobachtungen immer wahrscheinlicher machen, der Echinodermenlarve typisch zwei Paar Cölomsäcke zuzuschreiben sind, und wenn sich auch der entodermale Ursprung der Cölomblasen der Enteropneusten nachweisen liesse.

Dass in diesem Falle die beiden vorderen Cölomsäcke der Echinodermenlarve (der linke ist das Hydrocöl) den beiden Cölomsäcken des späteren Kragens der Enteropneusten entsprechen, die beiden hinteren Cölomsäcke der ersteren aber den beiden Rumpfcölomsäcken der letzteren, liegt auf der Hand. Die beiden vorderen stehen bei den Enteropneusten durch die Kragenpforten mit der Aussenwelt in Verbindung, diese Communication ist bei den Echinodermen für gewöhnlich auf die linke vordere, d. h. die Hydrocölblase, beschränkt (Hydroporus, Wasserporus), kommt aber bei Asteroideen gelegentlich — und das ist wichtig — auch auf der rechten Seite vor.

Nach alledem scheint sich uns die Perspective einer fundamentalen Uebereinstimmung im Bau der Enteropneusten- und der Echinodermenlarve zu eröffnen. Die dadurch gegebenen Beziehungen zwischen den Enteropneusten und Echinodermen scheinen mir von allen erörterten Verwandtschaftsbeziehungen der beiden Abtheilungen die plausibelsten zu sein.

Ein Versuch freilich, die erwachsenen Echinodermen mit den erwachsenen Enteropneusten zu vergleichen, scheitert zur Zeit vollständig. Echinodermen und Enteropneusten wären also genetisch nur durch eine weit zurückliegende in der Phylogenie dem ontogenetischen Stadium der Tornaria und Dipleurula entsprechende Stammform mit einander verbunden.

Bevor einige Sicherheit in allen diesen Fragen erreicht wird, sind viele neue exacte ontogenetische Untersuchungen anzustellen. Die Herkunft der Eichelcölomblase der Enteropneusten ist zu ermitteln und diejenige der Herzblase zu controlliren. Die Aufmerksamkeit ist auf die Frage zu richten, ob ein der Eichel der Enteropneusten entsprechender präoraler Körperabschnitt bei Echinodermenlarven, wenn auch nur in Rudimenten, vorhanden ist (präoraler Körperabschnitt der Antedonlarve??, Larvenorgan von Asterina und anderer Seesternarten??). Bei der Beurtheilung der Herzblase wird man sich der Angaben über das Vorkommen einer „pulsirenden Blase", wie es neuerdings scheint nicht enterocölen Ursprungs, bei Echinodermenlarven erinnern und diese Angaben controlliren müssen.

Die Beziehungen der Enteropneusten zu Cephalodiscus und Rhabdopleura

werden im Anhang zu diesem Kapitel besprochen.

Uebersicht der wichtigsten Litteratur.

Alex. Agassiz. *The history of Balanoglossus and Tornaria, in: Mem. Amer. Acad. of Arts and Sc. vol.* 9. 1873.

W. Bateson. *The early stages in the development of Balanoglossus, in: Quart. Journ. Microscop. Sc.* (*N. S.*). *vol.* 24. 1884.

Derselbe. The later stages in the development of Balanoglossus Kowalevskii, with a suggestion on the affinities of the Enteropneusta. Ebenda. vol. 25 *Suppl.* 1885.

Derselbe. Continued account of the later stages in the development of Balanoglossus Kowalevskii and on the morphology of the Enteropneusta. Ebenda. vol. 26. 1886.

Derselbe. The ancestry of the Chordata. Ebenda. vol. 26. 1886.

Gilbert, C. Bourne. *On a Tornaria found in British Seas, in: Journ. Mar. Biol. Assoc.* (2). *vol.* 1. 1889.

R. Köhler. *Recherches anatomiques sur une nouvelle espèce de Balanoglossus, in: Bull. Soc. Sc. Nancy* (2). *Tome* 8. 1886. *Eine fast identische Arbeit, in: Internat. Monatsschr. Anat. Hist.* 3. *Bd.* 1886.

A. Kowalevsky. *Anatomie des Balanoglossus Delle Chiaje, in: Mém. Acad. Imp. Sc. St.-Pétersbourg* (7). *Tome* 10. 1866.

A. Krohn. *Beobachtungen über Echinodermenlarven, in: Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med.* 1854.

A. F. Marion. *Etudes zoologiques sur deux espèces d'Entéropneustes, in: Arch. Zool. génér. et expér.* (2). *Tome* 4. 1886.

E. Metschnikoff. *Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere.* 1) *Ueber Tornaria, in: Zeitschr. f. wiss. Zool.* 20. *Bd.* 1870.

T. H. Morgan. *The growth and metamorphosis of Tornaria, in: Journ. Morphol. vol.* 5. 1892.

Joh. Müller. *Ueber die Larven und die Metamorphose der Echinodermen.* 2. *Abh. in: Abh. Akad. d. Wissensch. Berlin* 1848. *Public.* 1850.

Wladimir Schimkewitsch. *Beiträge zur Fauna des Weissen Meeres: Balanoglossus Mereschkovskii Wagner. Petersburg* 1889. (*Russisch.*)

J. W. Spengel. *Die Enteropneusten, in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel.* 18. *Monographie. Berlin* 1893. *Grosses modernes Hauptwerk.*

W. F. R. Weldon. *Preliminary note on a Balanoglossus larva from the Bahamas. Proceed. Roy. Soc. London. vol.* 42. 1887.

R. v. Willemoes-Suhm. *Biologische Beobachtungen über niedere Meeresthiere.* 4) *Ueber Balanoglossus Kupfferi aus dem Oeresund, in: Zeitschr. f. wissensch. Zool.* 21. *Bd.* 1871.

Anhang zu den Enteropneusten.

Cephalodiscus und Rhabdopleura.

I. Cephalodiscus (Fig. 850—852).

Der Körper ist ca. 1 mm lang, annähernd bohnenförmig, bilateral-symmetrisch, hinten abgerundet, vorn steil, fast nach rückwärts abfallend. Die wichtigsten äusserlich zu unterscheidenden Organe finden sich auf dieser vorn abfallenden Fläche, während sich am ganzen übrigen Körper nur ein Organ zeigt, nämlich ein cylindrischer Stiel und Fuss, der sich vor dem abgerundeten Hinterrande des Körpers auf der Bauchseite erhebt.

An der am meisten nach vorn vorragenden Stelle des Körpers, nämlich am vordersten Ende der Rückseite, liegt der After, etwas hinter dem Vorderende der Bauchseite der Mund, zwischen beiden die erwähnte steil abfallende Fläche, die Interstomatalregion. Die

Medianlinie zwischen Mund und After ist die interstomatale Mittellinie.

In der Interstomatalregion oder in ihrer nächsten Nähe liegen folgende Theile: 1) die präorale Mundscheibe mit ihren beiden Poren, 2) das Centralnervensystem, 3) die 12 gefiederten Tentakel, 4) die Mündungen der beiden Eileiter, 5) die postorale Lamelle, 6) die 2 postoralen Poren der Leibeshöhle, 7) die 2) Kiemenspalten.

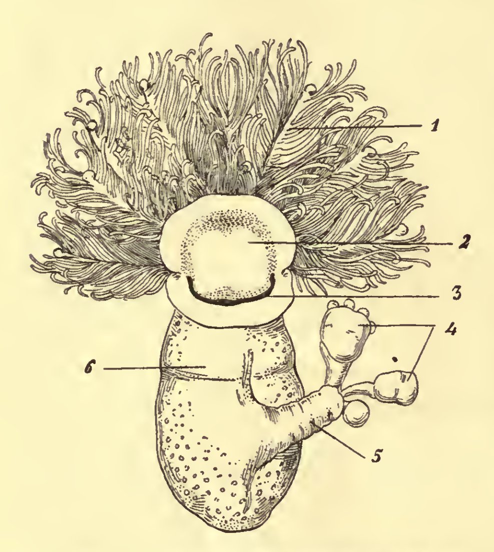


Fig. 850. Cephalodiscus dodecalophus, von der Bauchseite, nach M'INTOSH. 1 Tentakel, 2 Mundscheibe = Eichel, 3 Mund, 4 Knospen, 5 Stiel, 6 Rumpf.

Die (der Eichel der Enteropneusten vergleichbare) Mundscheibe ist eine Platte, welche vermittelst eines ziemlich kurzen Stiels unmittelbar vor dem Munde von der Interstomatalregion herunterragt, so dass ihre freie Fläche, deren Epithel enorm verdickt ist, ventralwärts schaut (Fig. 851_{18}).

Das Centralnervensystem liegt in der Hypodermis ungefähr in der Mitte der Interstomatalregion. Wenn der Mund hinter und unter dem Stiel der Mundscheibe liegt, so befindet sich das Centralnervensystem dem Munde gerade gegenüber, dorsalwärts an der Basis des Stieles der Mundscheibe.

Zwölf Tentakel erheben sich dorsalwärts an der Basis des Stieles der Mundscheibe, sechs zur Rechten und sechs zur Linken des Centralnervensystems, welches sich in die dorsale Hypodermis dieser Tentakel hinein erstreckt. Die Tentakel sind von ansehnlicher Grösse, einer Vogelfeder ähnlich zweizeilig gefiedert, am freien Ende geknöpft.

Zwei symmetrisch zur interstomatalen Mittellinie gestellte Poren durchbrechen den vordersten Theil des Centralnervensystems und setzen die Leibeshöhle der Mundscheibe (der „Eichel") in Communication mit der Aussenwelt (Eichelpforten).

In der Gegend zwischen Centralnervensystem und After liegt jederseits eine Oeffnung, die Mündung des Eileiters der betreffenden Seite.

Schon ausserhalb der Interstomatalregion, doch in nächster Nähe derselben, finden sich noch folgende Theile:

Unmittelbar hinter dem Munde, von der Mundscheibe bedeckt, hängt ventralwärts und seitlich eine dünne Lamelle schürzenartig vom Körper herunter, die postorale Lamelle (Fig. 852_5). In dem hinteren Winkel, den diese Lamelle mit dem Körper bildet, findet sich rechts und links ein Porus (Kragenpforte), der in die paarige mittlere Leibeshöhle führt, von der wir nachher noch sprechen werden, und dicht hinter diesen beiden Poren, ebenfalls noch von den Seitentheilen der postoralen Lamelle überragt, führen zwei Kiemenspalten von aussen in den pharyngealen Abschnitt des Darmkanals.

Musculatur. Von der Gegend des Mundes verlaufen Längsmuskelfasern an der Bauchseite nach hinten und treten in den Stiel ein. Ebenso finden sich Muskeln im Stiele der Mundscheibe und strahlen vom Stiele aus an die letztere aus.

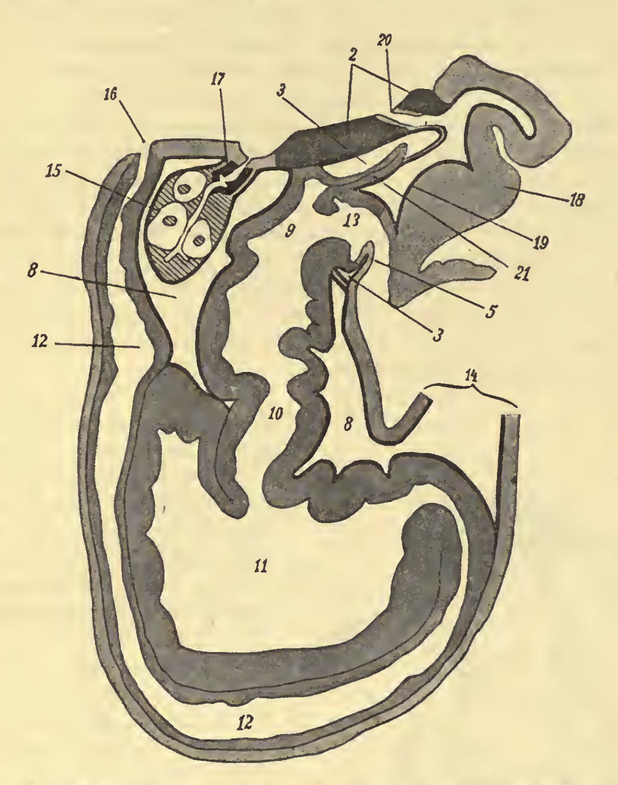


Fig. 851. Medianschnitt durch Cephalodiscus dodecalophus etwas neben der Medianebene, nach Harmer. 2 Nervensystem, 3 vorderes paariges Cölom (Kragencölom), 5 Falte der vorderen Rumpfregion, 8 paariges Rumpfcölom, 9 Pharynx, 10 Oesophagus, 11 Magendarm, 12 Enddarm, 13 Mundhöhle, 14 Stiel, 15 Ovarium, 16 After, 17 Oviduct, 18 Mundscheibe, 19 Cölom derselben = Eichelcölom, 20 eine der Pforten dieses Cöloms (Eichelpforten), 21 vorderes Divertikel (Eicheldivertikel) des Pharynx.

Leibeshöhle. An einer jungen Knospe erscheint der Körper durch zwei Ringfurchen in drei Abschnitte getheilt, einen vorderen, einen mittleren und einen hinteren. Jeder dieser drei Abschnitte besitzt eine besondere Leibeshöhle. Der vorderste Aschnitt, aus dem die Mundscheibe hervorgeht, besitzt eine unpaare Leibeshöhle, in welche sich vom mittleren Abschnitt her ein kurzes Divertikel des Darmes hineinerstreckt. Der mittlere sowohl als der hintere Abschnitt besitzt je eine paarige Leibeshöhle, indem die beiden seitlichen Hälften durch Mesenterien geschieden sind. Die Grenze zwischen dem mittleren und dem hinteren Körperabschnitt, welcher letztere zum grössten Theil des Körpers des erwachsenen Thieres wird, wird später undeutlich. Die Leibeshöhle des mittleren Abschnittes erhält sich beim erwachsenen Thier in der postoralen Lamelle und in der Gegend des Centralnervensystems und der gefiederten Tentakeln, in welche sie sich

fortsetzt. Die Leibeshöhle des hinteren Abschnittes birgt beim erwachsenen Thier den ganzen Darmkanal und die Ovarien, durch welche Organe sie fast ganz erfüllt wird, und setzt sich in den Stiel fort.

Der Darmkanal bildet in dem Körper eine Schlinge mit einem nach hinten verlaufenden ventralen Schenkel, in den der Mund führt, und einem nach vorn verlaufenden dorsalen Schenkel, der vorn durch den Anus wieder nach aussen mündet. Was das speciellere Verhalten anbetrifft, so führt der Mund zunächst in einen als Pharynx bezeichneten Abschnitt, der durch die erwähnten zwei Kiemenspalten mit der Aussenwelt communicirt. Ein dünnes Divertikel erstreckt sich vom Pharynx aus unterhalb des Nervensystems nach vorn in den Stiel der Mundscheibe. Auf den Pharynx folgt zunächst ein Oesophagus und dann der sehr geräumige Magen oder Magendarm, der bei weitem den grössten Theil der Leibeshöhle des Körpers ausfüllt. Da, wo sich der Stiel an den Körper ansetzt, geht der Magen in einen engeren Darmabschnitt über, welcher unmittelbar hinter dem Magen in die Höhe steigt und dann, nach vorn umbiegend, auf der Rückenseite als Enddarm nach vorn zum After verläuft.

Geschlechtsorgane. Männliche Geschlechtsorgane wurden nicht beobachtet. Die weiblichen bestehen aus zwei Ovarien, die im vorderen Körpertheil liegen und sich in zwei stark pigmentirte Oviducte fortsetzen, welche durch die schon erwähnten Geschlechtsöffnungen nach aussen münden.

Fortpflanzung. Ausser in geschlechtlicher Weise durch Eier pflanzt sich Cephalodiscus noch auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospung fort. Die Knospen bilden sich stets am Stiel nahe an dessen freiem Ende. Fast alle erwachsenen Individuen besitzen 1—3 Knospen am Stiel.

Viele Individuen von Cephalodiscus leben zusammen in einem verzweigten und anastomosirenden System von selbst ausgeschiedenen Röhren, die von Stelle zu Stelle Oeffnungen besitzen. Die Thiere halten sich wohl im Leben, und wenn sie nicht gestört sind, in unmittelbarer Nähe dieser Oeffnun-

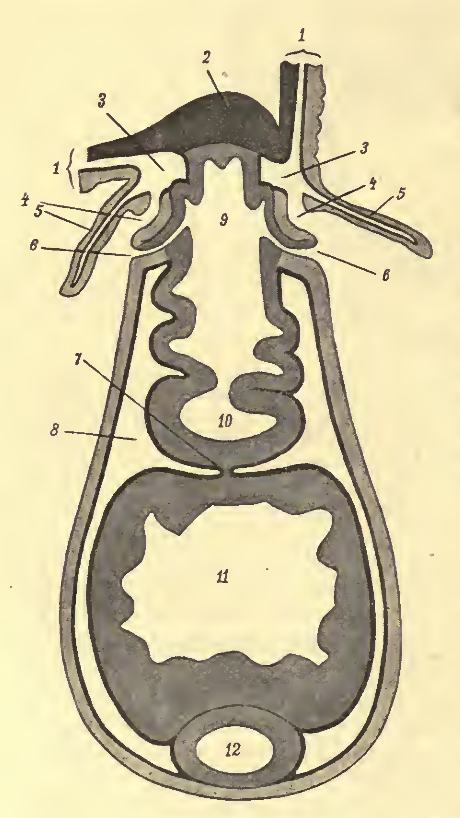


Fig. 852. **Horizontalschnitt durch Cephalodiscus**, nach Harmer. 1 Arme, 2 Nervensystem, 3 vordere paarige Leibeshöhle („Kragencölom"), 4 deren Pforten („Kragenpforten"), 5 Falte der vorderen Rumpfregion, 6 Kiemenporen, 7 Mesenterium, 8 paariges Rumpfcölom, 9 Pharynx, 10 Oesophagus, 11 Magen, 12 Enddarm.

gen auf, durch welche sie die entfaltete Tentakelkrone nach aussen vortreten lassen.

C. dodecalophus, der einzige bekannte Vertreter der Gattung, wurde in der Magellanstrasse in einer Tiefe von 245 Faden aufgefunden.

Systematische Stellung. C. zeigt in folgenden Punkten eine auffällige Uebereinstimmung mit den Enteropneusten:

1) Der Körper zerfällt (deutlich bei den jungen Knospen) in drei Abschnitte, einen präoralen und zwei postorale. Der präorale, die sogenannte Mundscheibe, entspricht der Eichel, der mittlere Abschnitt dem Kragen und der grösste hintere Abschnitt mit dem Stiel dem Rumpfe der Enteropneusten.

2) Diesen Abschnitten entsprechen besondere Cölomabschnitte, ein unpaares Cölom in der Mundscheibe und 2 Paar Cölome im eigentlichen Körper. Wir erkennen darin das unpaare Eichelcölom und die paarigen Kragen- und Rumpfcölome der Enteropneusten.

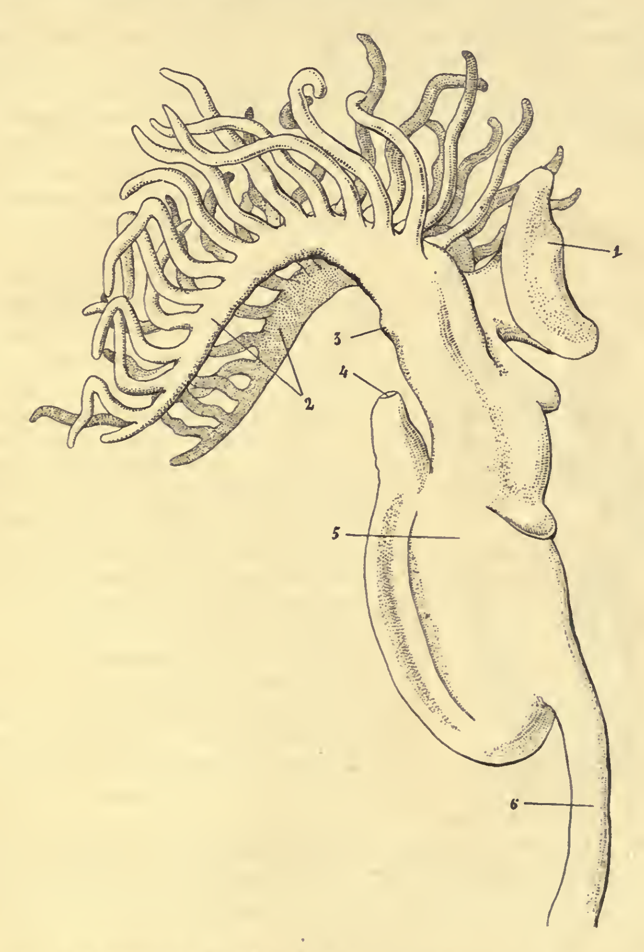


Fig. 853. **Rhabdopleura Normani Allm.**, Einzelperson von der rechten Seite, nach Lankester. 1 Mundschild, 2 gefiederte Arme, 3 Gegend des „Kragenporus“, 4 Anus, 5 Rumpf, 6 Stiel.

3) Die Poren des Mundscheibencöloms entsprechen den oft auch in der Zweizahl vorhandenen Eichelpforten.

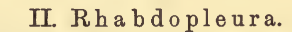
4) Die Poren des vorderen Körpercölompaares entsprechen den Kragenpforten.

5) Cephalodiscus und die Enteropneusten haben Kiemenspalten, der erstere ein Paar, die letzteren viele Paare.

6) Das vordere Divertikel der Mundhöhle entspricht dem Eicheldivertikel der Mundhöhle der Enteropneusten.

7) Das Centralnervensystem entspricht dem nicht eingesunkenen Kragenmark der Enteropneusten und seiner unmittelbaren Fortsetzung auf die Eichelbasis.

Die Unterschiede zwischen C. und den Enteropneusten, als da sind: 1) die vorderständige Lage des Afters und die damit zusammenhängende Schlingenbildung des Darmkanales, 2) überhaupt die Ansammlung der wichtigsten äusseren Organe (abgesehen vom Fuss oder Stiel) am vordersten Körperteil, 3) das Vorhandensein eines Tentakelapparates, bestehend aus 12 gefiederten Tentakeln, 4) das Vorhandensein des Fusses oder Stieles, 5) das Vorkommen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Knospung, 6) die geringe Zahl von Kiemenspalten und Geschlechtsorganen, 7) die Körpergestalt im Allgemeinen und die Form der Eichel im Besonderen, 8) das Fehlen eines Blutgefässsystems, — lassen sich wohl, wenigstens zum Theil, auf Rechnung der tubicolen, halb sedentären Lebensweise von Cephalodiscus setzen.



II. Rhabdopleura.

Diese Form, welche früher zu den Bryozoen gestellt wurde [1]), ist wohl mit Cephalodiscus ziemlich nahe verwandt, entfernt sich aber noch weiter als C. von den Enteropneusten.

Das Thier bildet durch Knospung Kolonien. Jedes Einzelthier besteht aus dem **Körper** und dem contractilen Stiel. Beide logiren in einer hornartigen Wohnröhre, welche anfangs liegend ist, sich dann aber aufrecht erhebt. Aus der Oeffnung der Röhre, die vom Mundschild in Form von successive abgesonderten Ringen hergestellt wird, können die Tentakel vorgestreckt und es kann der Körper durch den Stiel in die Röhre zurückgezogen werden. Alle diese Röhren sind Seitenzweige einer an einer Unterlage kriechenden, sich auf ihr

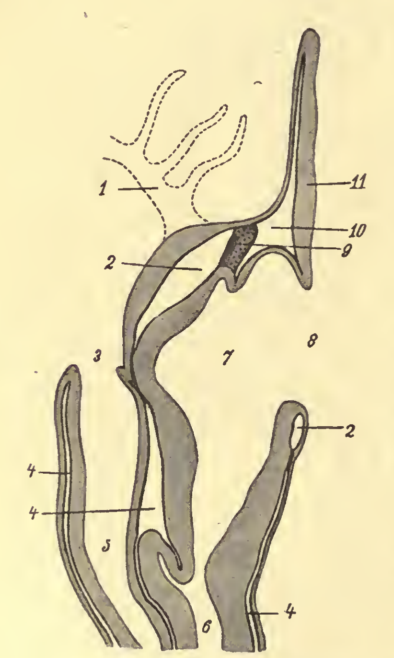


Fig. 854. Rhabdopleura Normani, medianer Längsschnitt, schematisirt, nach FOWLER. 1 Arm der einen Seite, durch punktirte Linien angedeutet, 2 vorderes paariges Cölom (Kragencölom), 3 Anus, 4 hinteres paariges oder Rumpfcölom, 5 Enddarm, 6 Mitteldarm, 7 Mundhöhle, 8 Mund, 9 vorderes Divertikel der Mundhöhle (Eicheldivertikel), 10 Cölom der Mundscheibe (Eichelcölom), 11 Mundscheibe.

1) Sie ist auch in der ersten Lieferung dieses Buches, pag. 183, unter den Bryozoen aufgeführt.

ausbreitenden und verästelnden Wurzelröhre, die durch Scheidewände abgekammert erscheint.

Die Stiele der Einzelthiere treten in diese Wurzelröhre ein und setzen sich hier in einen diese durchziehenden und ihre Scheidewände durchbrechenden dünneren Strang fort, welcher mit einer Cuticula ausgekleidet ist.

Die Axe des Stieles der Einzelthiere wird durch einen Strang von knorpelartiger Consistenz gebildet. Aehnliche Skeletstücke stützen die Tentakel und ihre Fiederzweige.

Die Figuren gewähren einen gewissen Einblick in die Grundzüge der Anatomie des Einzelthieres. Die Hauptunterschiede, welche Rh. von Cephalodiscus unterscheiden, sind folgende: 1) Kiemenspalten fehlen; 2) es existiren nur zwei zweizeilig gefiederte Tentakel; 3) Eichelpforten, d. h. Poren des Cöloms der Mundscheibe fehlen.

Die Geschlechtsorgane sind noch mangelhaft bekannt. Bei einigen Exemplaren wurde ein asymmetrisch auf der einen Körperseite gelegener, die Körperwand vorwölbender, longitudinal verlaufender Hodenschlauch nachgewiesen, der sich vorn neben dem After nach aussen öffnet. Rhabdopleura ist wie Cephalodiscus eine Tiefseeform.

Die etwaigen Beziehungen von Cephalodiscus und Rhabdopleura zu den Bryozoen können erst durch weitere Untersuchungen klargestellt werden.

Litteratur.

G. J. Allmann. *On Rhabdopleura, a new form of Polyzoa, from deep sea dredging in Shetland. Quart. Journ. Micr. Sc. vol.* 9. 1869.

G. Herbert Fowler. *The morphology of Rhabdopleura Normani Allm., in: Festschr. z.* 70. *Geburtstag R. Leuckart's.* 1892

Sidney F. Harmer. *Appendix to M'Intosh: Report on Cephalodiscus dodecalophus M'-Intosh, in: Rep. Voy. of the Challenger, Zool. vol.* 20. 1887.

E. R. Lankester. *A contribution to the anatomy of Rhabdopleura. Quart. Journ. Micr. Sc. vol.* 24. 1884.

W. C. M'Intosh. *Report on Cephalodiscus dodecalophus M'Intosh, a new type of the Polyzoa, procured on the voyage of H. M. S. „Challenger", in: Rep. Voyage Challenger. Zool. vol.* 20. 1887.

G. O. Sars. *On Rhabdopleura mirabilis, in: Quart. Journ. Micr. Sc. vol.* 14. 1874.

Nachwort.

Mit dem vorliegenden vierten Theile, den ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe, gelangt das Lehrbuch der vergleichenden Anatomie als Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere zum vorläufigen Abschluss. Ich habe mich dabei den Abonnenten gegenüber wegen des langsamen Erscheinens der Lieferungen, besonders der dritten, zu rechtfertigen. In die Zeit zwischen der zweiten und dritten Lieferung fiel meine Uebersiedelung nach Zürich, die Uebernahme einer verlotterten Professur, der Beginn einer ausgedehnten Lehrthätigkeit und die Neueinrichtung des zoologischen Laboratoriums. Es blieben für das Lehrbuch fast nur die Sonntage und die Ferien übrig. Der Abonnent wird mir deshalb gewiss mildernde Umstände zugestehen, auch in Anbetracht der zahlreichen Abbildungen, die zum grössten Theil von mir selbst gezeichnet worden sind. Ist er Zoologe von Fach, so wird er sicherlich einiges Mitleid haben mit dem Verfasser eines vergleichend-anatomischen Lehrbuches, der bei der Ausarbeitung desselben nur die Originalquellen berücksichtigte und der mit Grauen sich jeweilen Berge von Büchern aufthürmen sah, wenn er ein neues Kapitel in Angriff nehmen musste.

Trotz der durch das ganze Buch hindurchgehenden Mängel und Unvollkommenheiten, deren ich mir wohl bewusst bin, scheint es sich doch als brauchbar erwiesen zu haben, nach der wohlwollenden Beurtheilung, die es fast durchgängig erfahren hat und nach dem Umstande zu schliessen, dass es schon während des Erscheinens in fremde Sprachen übersetzt worden ist.

Der Stoff ist ungleichmässig verarbeitet. Die in der ersten Lieferung behandelten Abtheilungen kommen zu kurz. Bei einer neuen Auflage soll diesem Fehler abgeholfen werden. Für diese neue Auflage erbitte ich mir von den Fachgenossen die Gunst ihrer Kritik, ihrer Aussetzungen, ihrer Rathschläge, für die ich ohne irgendwelche Empfindlichkeit sehr dankbar sein werde.

Man hat es vielfach getadelt, dass die Namen der Autoren bei der Discussion im Texte nicht genannt sind. Diese Angelegenheit hat mir von Anfang an viel Kopfzerbrechen verursacht. Ich habe wiederholt versucht, einzelne Kapitel so zu redigiren, dass dabei die historische Entwickelung der betreffenden Wissenszweige unter Nennung der Namen der wichtigsten Autoren zur Geltung kam. Es hat sich dabei herausgestellt, dass bei Befolgung dieser Methode das Buch mindestens den doppelten Umfang erreicht hätte, wenn anders die Unparteilichkeit gewahrt werden sollte. Auf diese wollte ich unter keinen Umständen verzichten und so entschloss ich mich, alle Autorennamen ohne Unterschied gänzlich aus dem Texte zu verbannen. Wenn sich Jemand für den Stand einer Specialfrage interessirt, so wird er sich bei einer sorgfältigen Vergleichung des Textes mit den Abbildungen (deren Herkunft überall gewissenhaft angegeben ist) und dem Litteraturverzeichniss gewiss rasch orientiren können. Ich habe mich davon in meinem Institute selbst überzeugt.

Meinem verehrten und lieben Freunde, Herrn Gustav Fischer, spreche ich hiermit für die viele Mühe, Sorgfalt und Geduld, die er dem Werke hat angedeihen lassen, öffentlich meinen wärmsten Dank aus.

Zürich, im Juli 1894. **Arnold Lang.**

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1198

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1198



